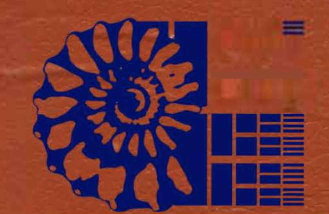


МИКРО-ПАЛЕОНТОЛОГИЯ



МИКРО-ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Рекомендовано Государственным комитетом Российской Федерации по высшему образованию в качестве учебника для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению и специальности «Геология»

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1995

ББК 28.1
М 59
УДК 550.86

Авторы:

Н. И. Маслакова, Т. Н. Горбачик, А. С. Алексеев,
И. С. Барсков, С. Н. Голубев, Б. Б. Назаров,
М. Г. Петрушевская

Рецензенты:

кафедра палеонтологии Санкт-Петербургского государственного университета;
доктор геол.-минерал. наук, профессор Э. Я. Левен

Федеральная программа книгоиздания России в 1995 году

М 59 **Микропалеонтология:** Учебник/Н. И. Маслакова, Т. Н. Горбачик и др. — М.: Изд-во МГУ, 1995 — 256 с.: ил.

ISBN 5—211—03386—8

Рассмотрены основные группы ископаемых микроорганизмов, являющихся предметом изучения микропалеонтологии: фораминиферы, радиолярии, остракоды, конодонтофориды, кокколитофориды. По каждой группе изложены систематическое положение, строение мягкого тела и скелета, способы размножения, классификации, экология, породообразующее значение, методика исследования. Дано описание отрядов и других надродовых таксонов.

Для студентов вузов, изучающих курсы «Микропалеонтология» и «Палеонтология», может быть полезна специалистам палеонтологам и стратиграфам.

М $\frac{1904000000(4309000000) — 029}{077(02) — 95}$ 90 — 95 ББК 28.1

ISBN 5—211—03386—8

ПРЕДИСЛОВИЕ

Изучение микроскопических остатков животных и растений в последние 50—60 лет позволило выделить важный раздел палеонтологической науки, получивший название «Микропалеонтология». Ее развитие стимулируется использованием микроскопических остатков для зонального расчленения и корреляции отложений различного возраста. Особенно большое значение микропалеонтология имеет в нефтяной геологии и геологии океанов, где геологические образцы добываются с помощью бурения скважин, в керне которых, как правило, отсутствуют макроскопические остатки.

Учебник «Микропалеонтология» составлен в соответствии с программой курса, читаемого в настоящее время на геологическом факультете Московского государственного университета студентам третьего курса, специализирующимся в области палеонтологии. В качестве учебных пособий до последнего времени использовались отдельные монографии как отечественных, так и зарубежных исследователей. Однако ни одна из них не может быть использована в качестве учебника и в настоящее время не отвечает полностью современному состоянию знаний по каждой группе организмов.

В данном учебнике рассматриваются фораминиферы, радиолярии, остракоды, конодонты и кокколитофориды, имеющие огромное значение для зональной стратиграфии отложений фанерозоя как на континентах, так и в океанах.

Систематической части предшествуют вводные главы, освещающие предмет и задачи микропалеонтологии, объекты исследования, основные направления микропалеонтологических исследований, этапы развития микропалеонтологии. В систематической части описание различных групп дается по единому плану. Описание ограничено характеристикой высших таксонов. Текст поясняется многочисленными рисунками.

Разрабатывая план построения учебника, авторы основывались на опыте чтения лекций по микропалеонтологии на кафедре палеонтологии геологического факультета Московского государственного университета Н. И. Маслаковой, Т. Н. Горбачик (фораминиферы), а в последние годы также А. С. Алексеевым (остракоды), И. С. Барсковым (конодонты) и С. Н. Голубевым (кокколитофориды). В составлении учебника помимо сотрудни-

ков кафедры принимали участие специалисты по радиоляриям М. Г. Петрушевская (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) и Б. Б. Назаров (ГИН РАН, Москва).

Авторы благодарны Л. И. Кононовой, Е. К. Миклашевской и Е. Л. Суминой, принимавшим участие в подготовке рукописи.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Микропалеонтология — раздел палеонтологии, изучающий микроскопические организмы или фрагменты организмов прошлых геологических эпох, их строение, биологию, генетические связи и распространение во времени и в пространстве. Она выделилась в самостоятельный раздел благодаря мелким размерам объектов изучения, требующим применения специальных методов сбора, технической обработки и научного исследования, а также обильной встречаемости мелких ископаемых остатков и практической значимости их для биостратиграфии. Следовательно, основные различия между микро- и макропалеонтологией касаются главным образом размеров объектов и методов исследования. Биологические закономерности, определяющие ход развития организмов в геологическом прошлом, остаются общими для всех живых существ, как мелких, так и крупных.

К объектам исследования микропалеонтологии относятся споры и пыльца высших растений, панцири диатомовых водорослей, обызвествленные оболочки оогоний харовых водорослей, известковые пластинки жгутиковых водорослей (кокколиты). Микроскопическими остатками животных являются целые раковины простейших (фораминифер, радиолярий, инфузорий — тинтинниды, кальпионеллы) и ракообразных — остракод, а также мелкие части крупных организмов (спикулы губок, иглы и пластинки морских ежей, членики морских лилий, конодонты, зубы рыб, отолиты — известковые образования в слуховом аппарате некоторых костистых рыб, сколекодонты — хитиноидные остатки челюстного аппарата полихет, хитинозои — приспособления для хранения половых продуктов у червей и некоторые другие).

По мере развития микропалеонтологии в ней постепенно обособлялись различные направления. Так, большое практическое значение и достигнутые результаты в изучении некоторых мелких растительных остатков привели исследователей к необходимости обособления таких разделов, как палинология (или спорово-пыльцевой анализ) и диатомовый анализ. Большое будущее в биостратиграфических исследованиях принадле-

жит остаткам жгутиковых водорослей (кокколитам), изучение которых стало возможным с применением методов электронной микроскопии.

В настоящее время наиболее важное значение для геологических и особенно стратиграфических исследований имеют фораминиферы, радиолярии, остракоды, конодонты и кокколиты.

Объекты микропалеонтологии

I. Микрозоофоссилии

I.А. Микроскопические скелеты

I.А.1. Микрогруппы:

1. Фораминиферы
2. Радиолярии
3. Тинтинноидеи
4. Остракоды

I.А.2. Мелкие представители макрогрупп:

1. Микроскопические двустворки, гастроподы, брахиоподы (акротретиды и др.), криноидеи и др.
2. Ранние онтогенетические стадии, скелеты личинок и т. д.

I.Б. Фрагменты скелетов

I.Б.1. Беспозвоночные:

1. Спикулы губок
2. Спикулы альционарий (Bengtson, 1981)
3. Сколекодонты
4. Клешни и другие остатки ракообразных
5. Мандибулы филлокарид (Dzik, 1980)
6. Онихиты (Wind et al., 1977)
7. Мелкие остатки иглокожих
8. Склериты голотурий
9. Иглы брахиопод (Vachard, Telliez-Giron, 1978)

I.Б.2. Хордовые:

1. Спикулы асцидий (Boekschoten, 1981)
2. Конодонты
3. Чешуи телодонтов
4. Чешуи акантод
5. Чешуи костных рыб
6. Ихтиолиты (Doyle, Riedel, 1980)
7. Глоточные зубы карповых рыб
8. Зубы грызунов и других мелких млекопитающих

I.В. Отолиты и статолиты

1. Статолиты мизид (Voicu, 1981)
2. Статолиты цефалопод (Clarke et al., 1980)
3. Отолиты костистых рыб

I.Г. Зоопроблематики

1. Склериты кембрия
2. Фосфатные сферы (мациеллоиды Aldridge, Armstrong, 1981)
3. Microancientia (Schallreuter, 1980)
4. Ptiloncodus (Tipnis, 1979)
5. Лабиринтокониды (Langer, 1979)
6. Konyrium (Bergstrom, 1979)
7. Janospira (Fortey, Whittaker, 1976)

8. Irritacella (Иванов, 1976)
9. Салебриды (Богуш, 1981)
10. Gluteus (Devis, Semken, 1975)
11. Фосфатные кольца (Muller et al., 1974)

II. Микрофитофоссилии

II.А. Оболочки одноклеточных водорослей и их цист

II.А.1. Органические

1. Динофлагеллаты

II.А.2. Известковые

1. Известковые нанофоссилии
2. Кальцисферулиды и кальцисферы
3. Bolboforma (Rogl, Hochuli, 1976)

II.А.3. Кремневые

1. Диатомовые
2. Силикофлагеллаты
3. Эбридеи (Gombos, 1982)
4. Археомонады (Gombos, 1977)

II.Б. Фрагменты тканей

1. Гифы грибов
2. Мхи-печеночники
3. Фрагменты и целые скелеты обызвествленных слоевищ водорослей (красных, дазикладаций и др.)

II.В. Репродуктивные органы

1. Споры
2. Пыльца
3. Семена и плоды
4. Оогонии харовых водорослей
5. Оогонии, конидии и пикнидии грибов

III. Проблематики

1. Хитинозои
2. Акритархи
3. Гидроконозоа
4. Voorthuyseniella (Spiegler, 1976)
5. Carpatochitinoides (Planderova, 1975)
6. Меланосклериты (Laufeld, 1979)

IV. Микрокопрофоссилии

1. Фекальные пеллеты беспозвоночных (Вялов, 1978; Hattin, 1975)

Поскольку микропалеонтология является разделом биологической науки и тесно связана с геологией (в первую очередь с биостратиграфией), то перед ней стоят как биологические, так и геологические задачи. Главные из них:

1) изучение морфологии, систематики и филогенетического развития отдельных групп организмов в целях установления биологических закономерностей (особенностей онтогенеза и филогенеза, характера изменчивости и видообразования, путей развития и т. д.);

2) изучение распространения органических остатков как в естественных разрезах, так и в кернах буровых скважин в целях расчленения и корреляции отложений, определения относительного возраста пород и разработки зональных биостратиграфических шкал;

3) изучение экологии и палеоэкологии различных групп организмов в целях выяснения образа жизни и условий их обитания, а также закономерностей распределения остатков организмов в геологическом прошлом, используемых для обоснования палеобиогеографического районирования исследуемой территории.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИИ

Основателем микропалеонтологии считают французского исследователя А. д'Орбиньи, который занимался изучением раковин фораминифер из отложений различного возраста и разных регионов. В 1826 г. им была разработана первая классификация фораминифер, относимых в то время к головоногим моллюскам.

В 1854 г. немецкий исследователь К. Эренберг на основании изучения в донных осадках Балтийского моря скелетов различных микроорганизмов, в том числе фораминифер, радиолярий, остракод, кокколитофорид и диатомовых водорослей, опубликовал монографию под названием «Микрогеология». По смыслу, который К. Эренберг вкладывал в термин «микрогеология», это понятие отвечает понятию микропалеонтологии. Таким образом, К. Эренберг по существу первым стал рассматривать микропалеонтологию в качестве самостоятельного раздела исследований, но сам термин «микропалеонтология» широко вошел в практику лишь в 20-е годы XX столетия в связи с развитием нефтяной геологии, где микропалеонтологические исследования получили широкое практическое применение.

В развитии микропалеонтологии можно выделить четыре основных этапа. Первый этап относится к первой половине XIX столетия, когда впервые было начато изучение скелетов ископаемых микроорганизмов, шли накопление и систематизация материала, делались попытки создания систематики для различных групп. К этому этапу относятся исследования А. д'Орбиньи. Они интересны не только тем, что послужили базой для дальнейшей разработки систематики фораминифер, но и тем, что содержат первые данные о геологическом распространении этой группы ископаемых. В то же время появляются первые сведения о современных и ископаемых радиоляриях и остракодах.

Второй этап охватывает вторую половину XIX и начало XX столетия. Это период систематического изучения различных микропалеонтологических объектов с выделением и описанием многочисленных родов, видов и более высоких таксонов. Идет интенсивный процесс разработки систематики. Западноевропейские и русские микропалеонтологи активно занимаются стратиграфическими исследованиями, описывая фауны различных геологических эпох. Одна из первых серьезных попыток использования фораминифер для целей стратиграфии в России была сделана в конце XIX в. профессором Петербургского горного института В. И. Меллером. П. А. Тутковский показал стратиграфическое значение фораминифер для отложений мезозоя и кайнозоя юга России.

Ко второй половине XIX столетия приурочено появление многочисленных работ по систематике фораминифер. Это работы К. Эйхенберга, М. Шультце, В. Уильямсона, А. Ройса, Л. Румблера и др. Систематика радиолярий разрабатывается Т. Гексли и Э. Геккелем, остракод — Ж. Сарсом, Е. Ульрихом; естественно, что основой для создания систематики послужило изучение морфологии скелета ископаемых и современных микроорганизмов.

Третий этап начинается с 20-х годов XX столетия. Он является временем утверждения микропалеонтологии как самостоятельного раздела палеонтологии. Причиной интенсивного развития микропалеонтологии в это время послужило широкое развертывание нефтепоисковых работ в США, а затем и в других странах, когда выяснилось, что микропалеонтологические исследования могут быть использованы для установления последовательности отложений, определения возраста пород и корреляции разрезов, вскрытых скважинами. Особенно большой интерес с этой точки зрения вызывали фораминиферы, так как они давали наиболее эффективные результаты при расчленении и корреляции отложений.

О стратиграфическом значении ископаемых раковин фораминифер и других микроорганизмов говорилось и раньше, но с развитием нефтяной геологии американские исследователи стали говорить о появлении «промышленной микропалеонтологии» и ее значении для «экономической геологии». Одними из первых микропалеонтологов, широко использовавших остатки ископаемых микроорганизмов для расчленения и сопоставления геологических разрезов, являются американские исследователи Дж. Кушмен и Дж. Геллоуэй. Результаты вертикального распределения фораминифер были успешно использованы для расчленения кайнозойских отложений Техаса и Луизианы и распространены почти на все нефтеносные месторождения США и Мексики. Начиная с 1921 г. в США при нефтяных компаниях было организовано несколько микропалеонтологических лабораторий. А в 1923 г. в Колумбийском и Техасском университетах микропалеонтологию стали преподавать как самостоятельный предмет. С 1926 г. в США начинает издаваться одно из первых периодических изданий по микропалеонтологии — «Contributions Cushman Laboratory Foraminiferal Research».

В Советском Союзе систематическое изучение ископаемых фораминифер и других групп микроорганизмов для нужд нефтяной промышленности началось в 1927 г. в Баку в Азербайджанском политехническом институте. Быстрое развертывание нефтепоисковых и разведочных работ на Апшеронском полуострове и в прилегающих регионах, вскрытие полного разреза кайнозойских отложений разведочными скважинами привели к накоплению большого материала, требующего детальной стратификации. На этом этапе исследований главной задачей являлись установление микрофаунистических комплексов свит,

горизонтов, ярусов и других стратиграфических подразделений, прослеживание их изменения во времени и установление границ нефтегазоносных свит. Положительную роль в изучении микрофауны нефтегазоносных отложений СССР сыграли в то время исследования работавшего в Баку профессора П. П. Гудкова, занимавшегося изучением фораминифер и вопросами стратиграфической корреляции нефтеносных отложений. В это же время в Азербайджанском индустриальном институте им. М. Азизбекова В. Э. Ливенталем начинается изучение остракод акчагыльского и апшеронского ярусов Апшеронского полуострова. Большую роль в развитии стратиграфических и микропалеонтологических работ в Азербайджане сыграла организация в 1929 г. Азербайджанского нефтяного научно-исследовательского института им. В. В. Куйбышева, где была создана лаборатория макро- и микрофауны.

Однако действительно широкое и глубокое развитие отечественной микропалеонтологии явилось результатом работ сотрудников Нефтяного геологоразведочного института (НГРИ), созданного в Ленинграде в 1929 г., после войны в 1947 г. он был переименован во Всесоюзный нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт (ВНИГРИ). В институте была организована первая в нашей стране микропалеонтологическая лаборатория (лаборатория микробиостратиграфии), одним из создателей и фактическим руководителем которой был талантливый советский исследователь и организатор А. В. Фурсенко. Коллективом лаборатории микробиостратиграфии НГРИ проводятся исследования по фораминиферам палеозоя, мезозоя и кайнозоя, по датировке континентальных отложений спорово-пыльцевым методом, по остракодам мезозоя и кайнозоя, а также по вопросам систематики и эволюции. Территориально работы этого периода приурочены к Эмбинскому району, где группой исследователей во главе с А. В. Фурсенко изучались фораминиферы юры и мела, к Кавказу — исследование кайнозойских фораминифер Н. Н. Субботиной и А. К. Богдановичем, к Волго-Уральской нефтегазоносной области — изучение каменноугольных отложений и содержащихся в них раковин фораминифер Д. М. Раузер-Черноусовой и группой ее учеников.

В 1932 г. НГРИ был переведен в Москву и при нем также организуется микропалеонтологическая лаборатория, впоследствии вошедшая в состав Геологического института АН СССР. С этого времени в нашей стране функционируют две крупнейшие микропалеонтологические лаборатории: лаборатория во ВНИГРИ в Ленинграде, возглавляемая сначала А. В. Фурсенко, а затем Н. Н. Субботиной, разрабатывающая главным образом проблемы микропалеонтологии и биостратиграфии мезозоя и кайнозоя, и лаборатория Геологического института АН СССР во главе с Д. М. Раузер-Черноусовой, занимающаяся преимущественно палеозойской тематикой. Работы сотрудников этих лабораторий — А. В. Фурсенко, Н. Н. Субботиной, Л. Г. Дайн, Е. В. Мятлюк, В. П. Василенко, В. Т. Балахматовой, Н. К. Быковой, Н. А. Волошиновой, А. К. Богдановича, М. И. Мандельштама, Г. Ф. Шнейдер, Д. М. Раузер-Черноусовой, Е. А. Рейтлингер, О. А. Липиной, В. Г. Морозовой и многих других — имели громадное значение для микропалеонтологических исследований в Советском Союзе. Многое в познание палеозойских фораминифер внесли ленинградские ученые Г. А. Дуткевич и А. Д. Миклухо-Маклай.

Бурный рост нефтяной промышленности приводит к необходимости создания микропалеонтологических лабораторий в других организациях и городах (Эмбанефть, Грознефть и т. д.).

В середине 30-х годов начинается целенаправленная подготовка кадров микропалеонтологов. Первый курс лекций по микропалеонтологии был прочитан А. В. Фурсенко в Московском геологоразведочном институте, а позже в Ленинградском государственном университете и в Ленинградском горном институте. В Московском государственном университете в 1936—1937 гг. этот курс преподавался М. Ф. Глесснером, позже — крупнейшим советским специалистом в области микропалеонтологии Д. М. Раузер-Черноусовой, а затем ее учениками.

В конце 30-х и в 40-е годы издается много литературы по микропалеонтологии. В 1937 г. Д. М. Раузер-Черноусовой и А. В. Фурсенко издается «Определитель фораминифер нефтеносных районов СССР». С 1947 г. в трудах ВНИГРИ начинает издаваться серия сборников под названием «Микрофауна нефтяных месторождений СССР», а позже «Микрофауна СССР» и «Ископаемые фораминиферы СССР», публикуются многочисленные статьи и монографии.

Дальнейшее развитие микропалеонтологии шло не только в направлении ее практического использования, но и по пути создания и развития теоретической базы, углубленного рассмотрения вопросов морфологии и эволюции ископаемых микроорганизмов, разработки систематики и филогении, популяционного анализа, палеоэкологии, создания зональных схем, применения более совершенной техники, в том числе электронных микроскопов.

Наиболее интенсивная разработка теоретических вопросов микропалеонтологии параллельно с решением актуальных практических задач начинается с 50-х годов XX столетия. Это время можно рассматривать как начало следующего — четвертого, или современного, этапа развития микропалеонтологии. Он характеризуется дальнейшей разработкой систематики и филогении на основе тщательного изучения морфологии скелета, вопросов изменчивости, видообразования, темпов эволюции, этапности в развитии, применения математической статистики и т. д.

Развитию микропалеонтологии на современном этапе способствует также учреждение в 1949 г. Европейского микропа-

леонтологического коллоквиума, участники которого каждые два года собираются в одной из европейских стран, где имеют возможность познакомиться со стратиграфией мезозойских и кайнозойских отложений ряда разрезов, собрать образцы для изучения скелетных остатков микроорганизмов и установить профессиональные контакты.

Важную роль в дальнейшем развитии микропалеонтологии в нашей стране сыграло создание при Академии наук в 1954 г. Комиссии по микропалеонтологии во главе с Д. М. Раузер-Черноусовой (Геологический институт АН СССР), которая занимается организацией работы в области микропалеонтологии и периодически созывает Всесоюзные микропалеонтологические совещания.

С конца 40-х годов в разных странах публикуются крупные сводки по микропалеонтологии, что свидетельствует как о накоплении большого фактического материала, так и о возросшем интересе к этой области исследования. Последнее в определенной степени объясняется развитием начиная с 60-х годов морского и океанического бурения, при котором микропалеонтологический метод для датировки, расчленения и сопоставления разрезов скважин играет решающую роль.

В последние годы микропалеонтология вступает в новый этап развития, когда происходит накопление новых данных по морфологии ископаемых скелетов микроорганизмов и остаткам ископаемой органики, полученных с помощью электронной микроскопии. Можно надеяться, что в недалеком будущем анализ и обобщение этих данных позволят выявить новые закономерности в развитии микроорганизмов прошлого и познать их на качественно новом уровне.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

КЛАСС FORAMINIFERA. ФОРАМИНИФЕРЫ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Фораминиферы (лат. *foramen* — отверстие, дыра и *fero* — носить) — одноклеточные животные организмы с сетью тонких разветвленных и соединяющихся между собой (анастомозирующих) псевдоподий (ложноножек). Это большая и разнообразная группа современных и ископаемых форм, насчитывающая в настоящее время более 34 000 видов, из которых около 4000 являются современными. Средние размеры их колеблются от 0,1 до 1 мм, однако некоторые формы могут достигать размера 10 см и более. Цитоплазматическое тело фораминифер заключено в раковину различного состава и строения. Внутренняя полость раковины сообщается с внешней средой при помощи устья. Псевдоподии либо выходят только из устья раковины, либо образуют вокруг раковины сложную сеть, отходящую от наружной части цитоплазмы. Псевдоподии способны сокращаться и вытягиваться. В них осуществляется непрерывный ток цитоплазмы. По одной и той же псевдоподии одни струи ее текут в центростремительном (к раковине), другие — в центробежном направлении. Псевдоподии служат для улавливания и частично переваривания пищи, а также для передвижения животного.

Фораминиферы имеют сложный жизненный цикл, характеризующийся чередованием бесполого и полового поколений. Это в основном морские организмы. Небольшая часть фораминифер приспособилась к жизни в солоноватоводных бассейнах, а некоторые из них известны даже в пресноводных бассейнах. Большинство фораминифер являются бентосными формами (свободноживущими или прикрепленными), обитающими на разных глубинах. Некоторые ведут паразитический образ жизни на прикрепленных животных (мшанках, губках, кораллах). Планктонные фораминиферы значительно менее многочисленны; они живут на различных глубинах водного столба, будучи наиболее многочисленными в верхних пятидесяти метрах и особенно между 6 и 30 м от поверхности. Вертикальная миграция может быть суточной или в течение индивидуального развития.

Фораминиферы распространены во всех морских бассейнах. Остатки их известны начиная с докембрия. Филогенетическое развитие сопровождалось усложнением строения раковины, которое было связано с прогрессивным усложнением строения и физиологических функций цитоплазматического тела.

СТРОЕНИЕ МЯГКОГО ТЕЛА (СТРОЕНИЕ И ЖИЗНЬ КЛЕТКИ ПРОСТЕЙШИХ)

Микропалеонтологи лишены возможности непосредственного наблюдения строения мягкого тела у ископаемых фораминифер, так как оно не сохраняется. Однако в современной литературе содержится много данных о строении мягкого тела и происходящих в нем процессов у современных представителей этой группы организмов. Телом простейших организмов — протозоонтов (гр. *protos* — первый, *zoon* — животное) — является клетка. Протозоонты в физиологическом отношении представляют целостный организм, выполняющий все жизненные функции.

Хотя в природе не существует клетки, которую можно было бы считать типичной, однако учеными разработана «собирательная» модель клетки, в которой сочетаются морфологические признаки, выраженные в той или иной степени у всех клеток. В соответствии с этой моделью клетка простейших, как и клетка многоклеточных, состоит из оболочки (мембраны), цитоплазмы и одного или нескольких ядер (рис. 1).

Клеточная оболочка изолирует цитоплазму от внешней среды, но для обеспечения жизнедеятельности клетки необходимо поступление в нее различных веществ извне. Как установлено в настоящее время, клеточная оболочка обладает определенной степенью проницаемости. Через нее происходит втягивание в клетку некоторых растворенных в окружающей воде веществ. Другой способ переноса веществ через клеточную оболочку осуществляется путем своего рода «заглатывания» — при процессах фагоцитоза (гр. *phagos* — пожирающий, *kytos* — сосуд, клетка) или пиноцитоза (гр. *pino* — пью или пить). При этом клеточная оболочка образует карманы или выпячивания (пиноцитозные пузырьки), которые захватывают вещества из окружающей среды; затем эти выпячивания отшнуровываются, образуют вакуоли, дрейфующие в цитоплазме.

Цитоплазма клетки состоит из матрикса, органелл и включений. Матрикс представляет собой коллоидную систему, которая быстро и обратимо может переходить из жидкого состояния (золя) в вязкое (гель) и наоборот. Это объясняется тем, что входящие в состав матрикса белковые молекулы образуют как бы каркас, в свободных промежутках которого всегда находится вода, содержащая растворимые химические элементы, в первую очередь минеральные соли. Матрикс переходит из со-

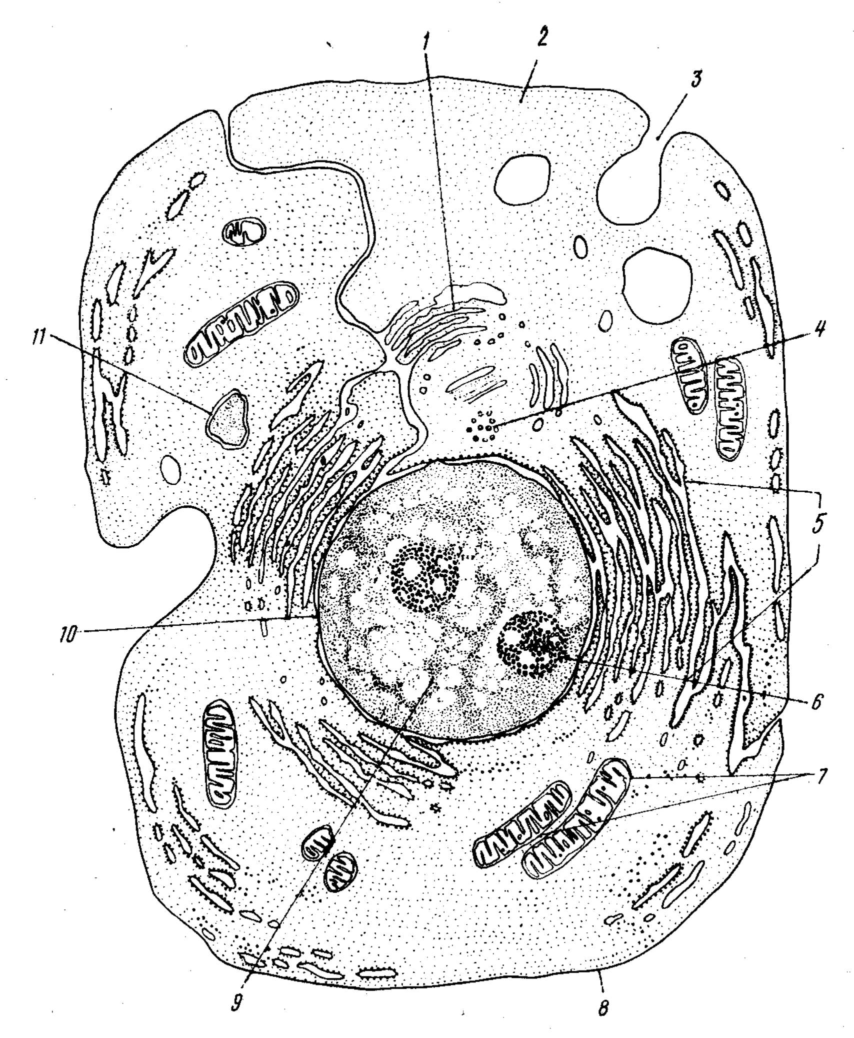


Рис. 1. Схема строения клетки, основанная на наблюдениях в электронном микроскопе (по Ж. Браше): *1* — аппарат Гольджи, *2* — цитоплазма, *3* — пиноцитозный пузырек, *4* — центрисома, *5* — эндоплазматическая сеть, *6* — ядрышко, *7* — митохондрии, *8* — клеточная оболочка, *9* — ядро, *10* — ядерная оболочка, *11* — лизосома

стояния геля в золь и наоборот при растворении или образовании этого каркаса.

Электронный микроскоп позволил проникнуть в тонкую структуру органелл, находящихся в цитоплазме, которые в световом микроскопе имеют вид зернышек. Наиболее важными органеллами клетки являются митохондрии. По выражению Ж. Браше, митохондрии — это «силовые станции всей жизни на Земле». Их функция — извлечение в процессе дыхания и

окисления энергии, заключенной в химических связях поступающих в клетку питательных веществ. Другой тип клеточных органелл носит название эндоплазматической сети, или эндоплазматического ретикулюма. Он представляет собой сложную расположенную в цитоплазме систему внутренних мембран и образованных ими замкнутых канальцев. Некоторые из мембран имеют гладкую поверхность, у других внешняя поверхность покрыта мелкими гранулами. Предполагается, что по сети канальцев происходит передвижение различных веществ к клеточной оболочке для их выведения за пределы клетки. Некоторые исследователи считают эндоплазматическую сеть продолжением клеточной оболочки — мембраны. Гранулы, расположенные на поверхности мембран, богаты рибонуклеиновой кислотой (РНК) и синтезируют белок. Они получили название рибосом. Механизмом, непрерывно создающим новую мембрану и гранулярный эндоплазматический ретикулум, является аппарат Гольджи. Этот аппарат состоит из гладкой мембраны, которая часто служит продолжением эндоплазматической сети.

В цитоплазме, кроме того, имеются тельца примерно тех же размеров, что и митохондрии, но более простого строения. Это лизосомы. В них содержатся переваривающие ферменты, способные разрушать большие молекулы жиров, белков и нуклеиновых кислот, превращая их в более мелкие составные части, которые могут окисляться ферментами митохондрий. Лизосомы покрыты мембраной, изолирующей переваривающие ферменты от цитоплазмы.

К органеллам относится и центрисома, она состоит из одиннадцати волокон, два из них расположены в центре, а остальные — по периферии окружности. Она играет в клетке важную роль, образуя полюсы веретена — аппарата, растаскивающего хромосомы по двум дочерним клеткам при делении.

В цитоплазме клетки кроме органелл имеются включения. У фораминифер наблюдаются включения, состоящие из скелетов диатомовых водорослей, сцементированных полисахаридами, водоросли зооксантеллы, скопления органических отбросов в виде непрозрачных шариков, жировые и водные вакуоли.

Ядро (или ядерный аппарат) клетки также имеет довольно сложное строение. Основные его компоненты — это оболочка, кариоплазма, ядрышко (или ядрышки) и хромосомы.

Ядерная оболочка состоит из двух слоев, каждый из которых имеет то же строение, что и клеточная оболочка (мембрана), и снабжена порами.

Кариоплазма — вещество, заполняющее ядро, — представляет собой студенистую аморфную массу, состоящую из простых белков. В кариоплазме «плавают» ядрышки и хромосомы или составляющее их вещество — хроматин. Ядрышки имеют вид шаровидных телец, заполненных мелкими гранулами; они богаты РНК и, по-видимому, являются активными

центрами синтеза белка и РНК. В процессе деления ядра ядрышко исчезает и появляется вновь в конце деления.

Хромосомы — носители хроматина, вещества, в котором заключена вся содержащаяся в клетке ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота), а также РНК и белки.

Ядра клеток фораминифер округлые или овальные, но иногда имеют амебовидную или четковидную форму. Число ядер в одной клетке различно у представителей разных таксонов фораминифер и на разных этапах жизненного цикла у одного и того же вида. Среди высших фораминифер есть представители не только многоядерные — гомокариотные (с одинаковыми ядрами), но и с дифференциацией ядер на вегетативные (соматические) и генеративные — гетерокариотные формы. Такое явление носит название ядерного дуализма. Часто клетка имеет одно крупное вегетативное ядро (макронуклеус) и множество мелких генеративных (микронуклеусы). Но в некоторых случаях и вегетативных ядер может быть несколько.

У фораминифер, как и у других простейших, цитоплазма подразделена на внутреннюю часть, находящуюся внутри раковины, — эндоплазму и наружную, соприкасающуюся с внешней средой, — эктоплазму. Эктоплазма по сравнению с эндоплазмой более вязкая, имеет зернистое строение. На протяжении жизни фораминиферы количественное соотношение эндо- и эктоплазмы не остается постоянным; эктоплазма может частично, а в некоторых случаях и полностью превращаться в эндоплазму. В другие моменты объем эктоплазмы может значительно увеличиться за счет эндоплазмы. У форм с непористой раковиной эктоплазма концентрируется перед отверстием в раковине — устьем, образуя подобие пробки или затычки. Если устьевых отверстий несколько, она растекается в пространстве между ними. У фораминифер с пористой раковиной эктоплазматический слой покрывает ее целиком.

Эктоплазма является местом образования псевдоподий, которые можно назвать органеллами образования раковины, передвижения и захвата пищи. Псевдоподии представляют собой прямые или ветвящиеся, подвижные и сократимые, тонкие и липкие выросты эктоплазмы. Степень ветвления псевдоподий у различных фораминифер различна — у относительно примитивных форм ветвление отсутствует или развито слабо, с редкими перемычками (анастомозами) между радиальными тяжами; у более высокоорганизованных — псевдоподии отчетливо анастомозирующие, образующие сетчатое сплетение. Длина псевдоподий может в сто и более раз превышать их ширину и быть в несколько раз (от 2 до 20) больше величины раковины. Псевдоподии непостоянны, они способны образовываться по всей поверхности эктоплазмы, а затем полностью растворяться в ней. Размеры и форма псевдоподий в значительной степени зависят от стадии индивидуального развития особи и от ее физиологического состояния. Так, в периоды меж-

2 Зак. 324

ду размножениями псевдоподии наиболее развиты и типичны для данного вида; при переполнении пищей они становятся короче, толще и менее ветвятся.

Передвижение фораминифер с помощью псевдоподий происходит следующим образом. Растянутая сеть псевдоподий приклеивается концами к субстрату, затем псевдоподии сокращаются и подтягивают за собой раковину с ее содержимым. Скорость передвижения измерялась при наблюдениях над живыми фораминиферами в аквариуме, она составляет, по данным разных исследователей, от 0,2 до нескольких миллиметров в час.

Пищеварительные функции псевдоподий начинаются с захвата пищи. Пищей для фораминифер служат низшие водоросли (особенно диатомовые), простейшие и микроскопические многоклеточные животные, личинки рачков (особенно копепод), органический детрит, бактерии и растворенное органическое вещество. Пищевые частицы приклеиваются к псевдоподиям, при этом проявляется определенная избирательная способность — одни из частиц приклеиваются и немедленно облекаются тонким слоем цитоплазмы, а другие, если и облекаются цитоплазмой, остаются без изменений и быстро выбрасываются. В аквариуме наблюдалось, как некоторые планктонные фораминиферы, захватив личинку копепод, разрывают ее на части растянутыми клейкими псевдоподиями. Существует предположение, что выделение клейкого вещества на поверхности псевдоподий контролируется аппаратом Гольджи. Частичное переваривание захваченных пищевых частиц происходит уже в псевдоподиях, затем центростремительными токами цитоплазмы частицы транспортируются внутрь раковины и окончательно перевариваются в лизосомах. Непереваренные остатки пищи центробежными токами цитоплазмы выносятся в псевдоподии и вместе с остатками частиц, переваренных в самих псевдоподиях, выбрасываются в окружающую среду — процесс дефекации. Подобным образом выбрасываются из цитоплазмы ксантозомы — желтые глыбки — продукты обмена. Иногда ксантозомы переполняют эктоплазму, и для удаления отбросов фораминиферы выбрасывают в окружающую их среду эктоплазматическую «затычку» из области устьевого отверстия. К выполнению пищеварительных функций у каждой особи более приспособлены короткие псевдоподии, а к передвижению — более длинные.

Псевдоподии фораминифер выполняют также и функцию дыхания — через их поверхность осуществляется газообмен.

МОРФОЛОГИЯ РАКОВИНЫ

Тип строения и терминология элементов раковины. Под типом строения подразумеваются характер последовательности нарастания камер и отчасти число камер, составляющих раковину. При этом один и тот же тип строения могут иметь раковины

как с агглютинированной, так и с секреционной стенкой. По числу камер все фораминиферы подразделяются на однокамерные, двухкамерные и многокамерные.

Однокамерные раковины имеют самую различную форму — трубчатую, трубчатую разветвленную или неправильно завернутую, звездчатую, древовидную, сферическую, полусферическую, или субсферическую, колбовидную, лепешковидную (рис. 2). Они сообщаются с внешней средой с помощью одного

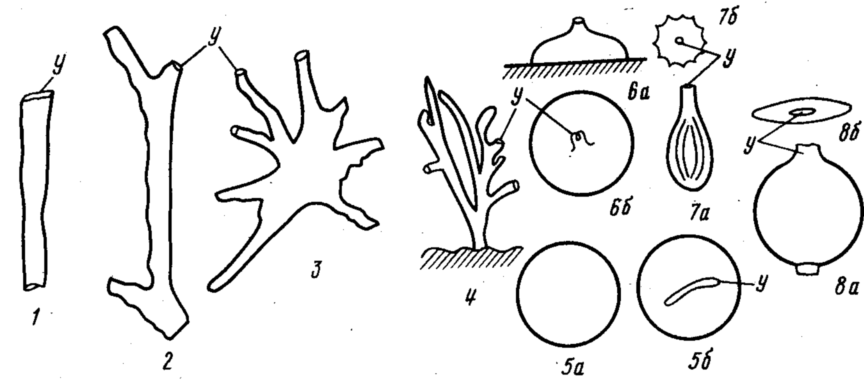


Рис. 2. Схемы строения однокамерных раковин: *1* — трубчатая, *2* — трубчатая разветвленная, *3* — звездчатая, *4* — древовидная, *5* — сферическая (везде *б* — вид со стороны устья), *6* — полусферическая, *7* — колбовидная, *8* — лепешковидная; *у* — устье

или нескольких отверстий — устьев. У сферических и близких к ним форм имеется одно устье, расположенное в устьевой части (дистальном конце) раковины; часть раковины, противоположная устьевой, называется начальной (проксимальный конец). У форм трубчатых, звездчатых и других устьями являются свободные концы трубки.

Двухкамерные раковины состоят из начальной шарообразной камеры (пролокулюм) и второй трубчатой или ложнотрубчатой камеры. Трубчатая камера представляет собой настоящую трубку с собственной стенкой на всем протяжении, у ложнотрубчатой камеры в месте ее сочленения со смежным оборотом или с субстратом собственная минеральная стенка отсутствует, а имеется лишь тонкая органическая мембрана. Вторая — трубчатая или ложнотрубчатая — камера двухкамерных раковин может быть свернута в плоскую или коническую спираль или в неправильный клубок, у некоторых форм вторая камера представляет собой прямую несвернутую часть раковины или может быть свернутой зигзагообразно (рис. 3). Места соприкосновения соседних оборотов называются спиральными швами. Устье у двухкамерных форм представляет собой свободный конец трубки.

Многокамерные раковины во взрослом состоянии состоят из нескольких, часто многих, камер, по характеру расположе-

ния которых выделяются однорядные, спиральные, правильно клубковидные, циклические и гетероморфные раковины. Камера — это часть полости раковины и окружающая ее стенка, образованная за один период стадии роста у многокамерных форм.

Однорядные раковины или раковины с линейным нарастанием камер могут иметь различную форму в зависимости от количества плоскостей симметрии, формы камер и поперечного сечения. Для раковин этого типа характерна радиальная (рис. 4, фиг. *1—4*) или двусторонняя симметрия (см. рис. 4, фиг. *5*). Соседние камеры разделены между собой перегородками (септами), но сообщаются с помощью форменов — отверстий в септах смежных камер, которые по форме и положению могут соответствовать устью последней камеры, но у некоторых групп фораминифер значительно отличаются от него. Место сочленения септы со стенкой раковины является септальным швом. Образование многокамерной раковины связано с периодическим прерывистым наращиванием новых частей скелета со стороны устья; нарастание камер происходит вокруг воображаемой линии, проходящей через начальную камеру, — оси навивания. Сечение раковины вдоль оси навивания называется продольным, перпендикулярное оси — поперечным. Сечения, промежуточные между продольным и поперечным, являются косыми. Поперечное сечение однорядных раковин может быть округлым, треугольным, четырехугольным, овальным, полукруглым. У однорядных форм, как и у некоторых однокамерных, выделяются начальная часть раковины и устьевая.

Спиральные раковины образовались путем эволюционных преобразований однорядных форм. Строение их очень разнообразно, в зависимости от расположения спиральной оси они подразделяются на спирально-плоскостные, спирально-конические и спирально-винтовые. Спиральная ось раковины — это воображаемая линия, расположенная на конической поверхности спирально-конических и спирально-винтовых раковин или на поверхности спирально-плоскостных раковин, в направлении которой идет нарастание камер.

Спирально-плоскостным (планиспиральным) типом строения раковины является такой, при котором нарастание камер происходит по спиральной оси, расположенной в одной плоскости. Раковины этого типа двусторонне-симметричные; по обе стороны плоскости симметрии расположены боковые (латеральные) стороны раковины (рис. 5). Раковины могут быть инволютными — в этом случае последний оборот спирали объемлет и закрывает все предыдущие (см. рис. 5, фиг. *1, 2*) — или эволютными — соседние обороты примыкают друг к другу без перекрытия (см. рис. 5, фиг. *3*), полуинволютными (соотношение величины диаметра раковины и величины диаметра пупка равно 2,6—2,9) и полуэволютными (соответствующее отно-

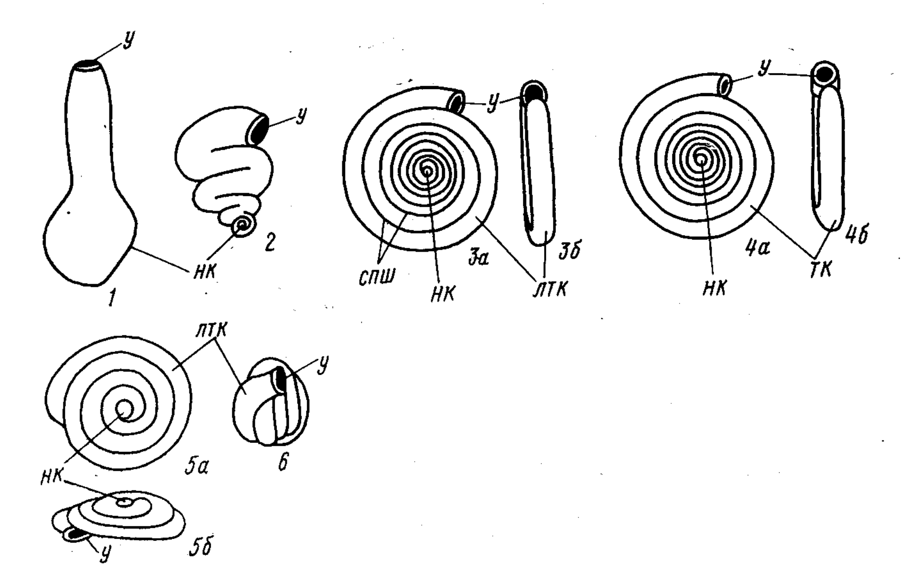


Рис. 3. Схемы строения двухкамерных раковин. Первая камера шаровидная или субшаровидная, вторая: *1* — прямая трубчатая, *2* — зигзагообразная трубчатая, *3* — ложнотрубчатая спирально-плоскостная (везде *а* — с боковой стороны, *б* — с периферического края), *4* — трубчатая спирально-плоскостная, *5* — трубчатая спирально-коническая, *6* — ложнотрубчатая клубкообразная; *нк* — начальная камера, *тк* — трубчатая камера, *лтк* — ложнотрубчатая камера, *у* — устье, *спш* — спиральный шов

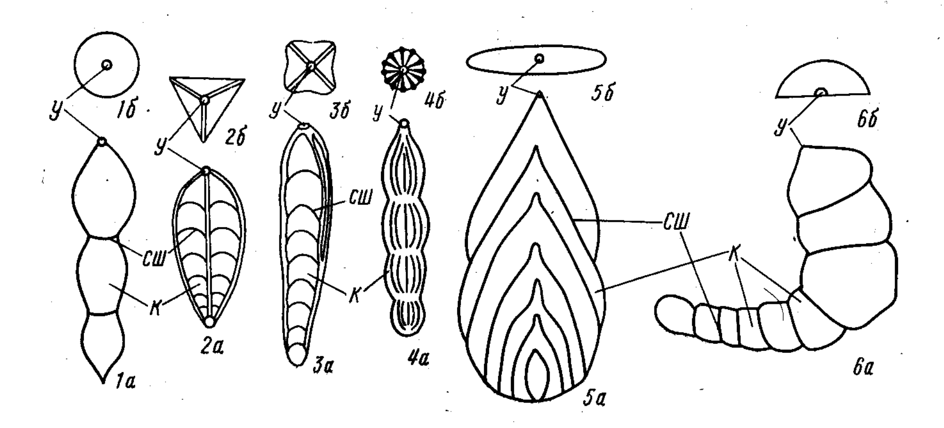


Рис. 4. Схемы строения многокамерных однорядных раковин. Форма поперечного сечения: *1* — округлая (*а* — вид сбоку, *б* — со стороны устья), *2* — треугольная, *3* — четырехугольная, *4* — округлая ребристая, *5* — овальная, *6* — полукруглая; *к* — камера, *сш* — септальный шов, *у* — устье

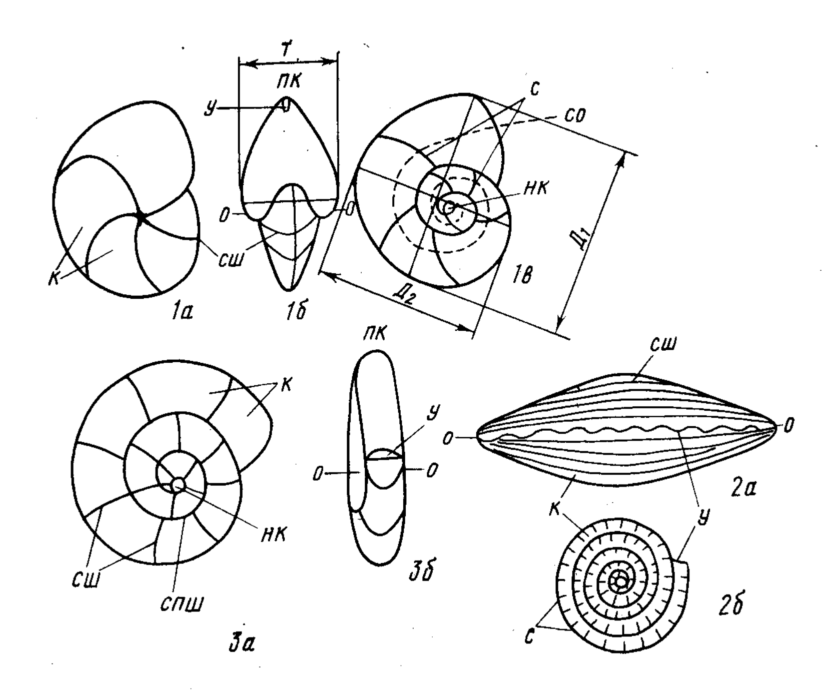


Рис. 5. Схемы строения спирально-плоскостных раковин: *1—2* — инволютная раковина: *1* — линзовидная (*а* — с боковой стороны, *б* — с периферического края, *в* — поперечное сечение), *2* — веретеновидная (*а* — внешний вид, *б* — поперечное сечение); *3* — эволютная линзовидная раковина (*а* — с боковой стороны, *б* — с периферического края); *пк* — периферический край, *нк* — начальная камера, *к* — камера, *с* — септа, *сш* — септальный шов, *спш* — спиральный шов, *о* — ось навивания, *со* — спиральная ось раковины, *у* — устье, $Д_1$ — большой диаметр, $Д_2$ — малый диаметр, *Т* — толщина

шение равно 2,1—2,5). При этом под оборотом спирали (раковины) понимается ее отрезок, конечная точка которого удалена от начальной на 360°, а пупком названо пространство в центре боковых сторон, образовавшееся в результате неполного смыкания внутренних частей камер последнего оборота. Часть раковины, наиболее удаленная от ее оси навивания, является периферическим краем. Характер периферического края у спирально-плоскостных и спирально-конических форм изучается при рассмотрении раковины со стороны устья, а контур (очертание раковины) — при рассмотрении ее соответственно с боковой или со спинной, брюшной стороны. Форма раковины спирально-плоскостного типа строения может быть очень различной и зависит как от формы камер, так и от степени вытянутости или уплощенности раковины относительно ее оси. Наиболее распространены линзовидные (см. рис. 5, фиг. *1*) формы, но имеются также почти шаровидные, веретеновидные (см. рис. 5, фиг. *2*) и много промежуточных.

У некоторых палеозойских спирально-плоскостных раковин септы волнисто изогнуты, при этом выпуклые участки соседних септ соприкасаются и образуют ажурные структуры, которые в продольном сечении раковины имеют вид арок и получили название «септальные арки».

Разновидностью спирально-плоскостного типа строения раковины является производный от него циклический. Он характеризуется тем, что на ранних стадиях развития (во всяком случае у микросферических особей) имеется небольшая спирально-плоскостная часть, сменяющаяся затем многочисленными концентрическими оборотами.

Спирально-конический (трохоидный) тип строения раковины фораминифер характеризуется нарастанием камер по низкой конической спирали, высота которой равна или меньше диаметра (рис. 6). Раковины этого типа асимметричны, у них выделяются спиральная сторона (дорзальная, спинная), на которой видны все обороты спирали, и пупочная (вентральная, брюшная), где наблюдаются камеры только последнего оборота; в центре этой стороны расположен обычно углубленный пупок. У раковин этого типа спиральная сторона обычно более выпуклая, а сами раковины могут быть плосковыпуклыми, вогнуто-выпуклыми, неравномерно двояковыпуклыми.

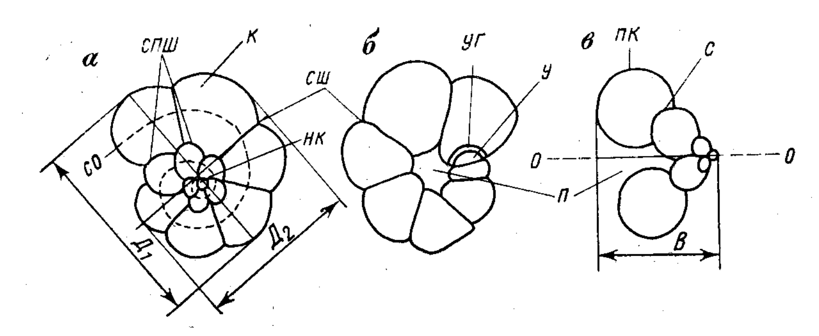


Рис. 6. Схема строения спирально-конической раковины: *а* — со спиральной стороны, *б* — с пупочной стороны, *в* — продольное сечение; *нк* — начальная камера, *к* — камера, *сш* — септальный шов, *у* — устье, *уг* — устьевая губа, *п* — пупок, *пк* — периферический край, *о* — ось навивания, *со* — спиральная ось, *спш* — спиральный шов, $Д_1$ — большой диаметр, $Д_2$ — малый диаметр, *В* — высота

Спирально-винтовой тип строения отличается тем, что нарастание камер происходит по высокой конической спирали, высота которой обычно значительно превышает диаметр. У раковин этого типа четко выражена «рядность» в расположении камер, они могут быть двух-, трех-, четырехрядными, многорядными (рис. 7, фиг. *1—4*). У некоторых представителей число рядов камер в процессе развития раковины изменяется (см. рис. 7, фиг. *5*). Форма спирально-винтовых раковин очень разнообразна. В зависимости от числа составляющих ее рядов ка-

мер и от их формы поперечное сечение раковины может быть овальным, округлым, прямоугольным, треугольным, четырехугольным (см. рис. 7). Так же как и у однорядных раковин, у спирально-винтовых выделяются проксимальный (апикальный) конец (часть раковины) и дистальный, или устьевой. У двух-

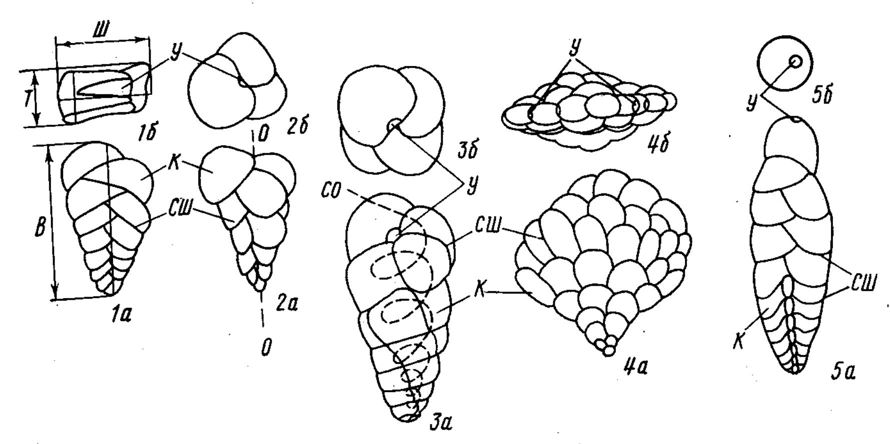


Рис. 7. Схемы строения спирально-винтовых раковин: *1* — раковина двухрядная, поперечное сечение прямоугольное (везде: *а* — с боковой стороны (грани), *б* — со стороны устья); *2* — раковина трехрядная, поперечное сечение треугольное; *3* — раковина четырехрядная, поперечное сечение округлое; *4* — раковина многорядная, поперечное сечение овальное; *5* — раковина с изменяющимся числом рядов и формой поперечного сечения от треугольной до круглой; *к* — камера, *сш* — септальный шов, *у* — устье, *со* — спиральная ось раковины, *Ш* — ширина, *Т* — толщина, *В* — высота

рядных форм, являющихся двусторонне-симметричными, а также у трех- и четырехрядных с отчетливым треугольным или четырехугольным поперечным сечением выделяются боковые стороны, или грани, а у форм с округлым поперечным сечением отдельные грани морфологически не обособлены и в совокупности обозначаются как периферическая часть раковины.

Разновидность спирального типа — плектогироидный (стрептоспиральный) тип строения. Классическим примером его являются раковины, у которых нарастание камер происходит по спирали в одной плоскости, но ось навивания каждого последующего оборота или полуоборота отклоняется на какой-то неопределенный угол от положения оси предыдущего оборота; в результате обороты располагаются в двух или трех пересекающихся плоскостях.

Правильно клубкообразным, или милиолиновым, типом строения называется такой, при котором нарастание камер происходит в нескольких взаимно пересекающихся плоскостях, так как направление оси навивания меняется с ростом раковины на определенный угол. Камеры трубчатой или близкой к ней формы, протяженность их составляет половину оборота,

они образуют клубок, но расположение их в клубке правильное (рис. 8).

Угол изменения оси навивания у таких раковин может быть 144°, тогда 2 оборота состоят из пяти камер, причем если угол между последовательно образующимися камерами (2 и 3,

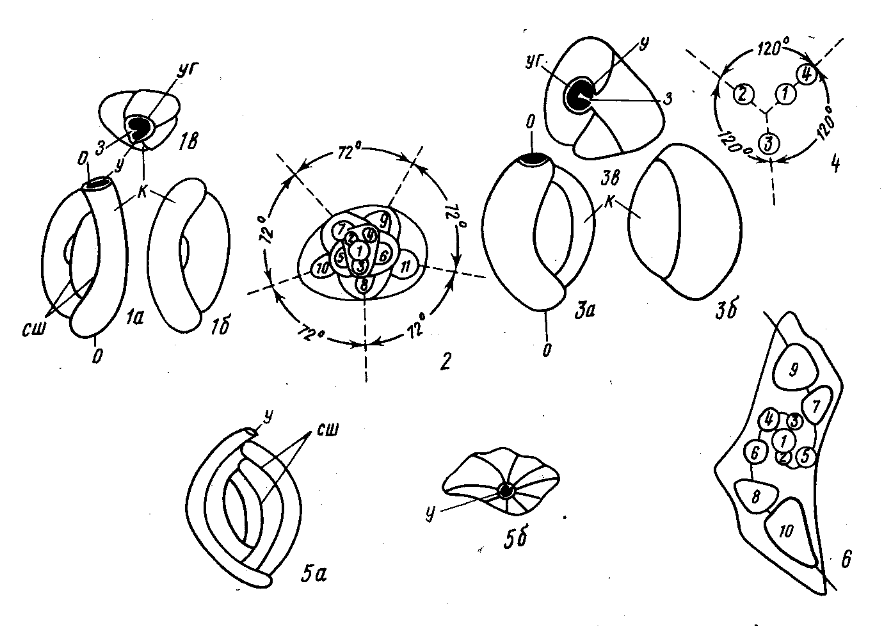


Рис. 8. Схемы строения правильно клубковидных (милиолиновых) раковин: *1, 2* — квинквелокулиновое расположение камер: *1* — внешний вид (*а* — с многокамерной боковой стороны, *б* — с малокамерной боковой стороны, *в* — со стороны устья), *2* — поперечное сечение; *3, 4* — трилокулиновое расположение камер: *3* — внешний вид (*а* — с многокамерной боковой стороны, *б* — с малокамерной боковой стороны, *в* — со стороны устья), *4* — схема расположения камер; *5* — билокулиновое расположение камер, внешний вид (*а* — с многокамерной боковой стороны, *б* — со стороны устья), *6* — сигмоидальное расположение камер, поперечное сечение: 1, 2, ..., 10 — номера последовательно нарастающих камер; *к* — камеры, *сш* — септальный шов, *у* — устье, *уг* — устьевая губа, *з* — зуб

4 и 5 и т. д.; см. рис. 8, фиг. *2*) равен 144°, то между смежными по положению камерами одного оборота (2 и 4, 4 и 6, 6 и 8 и т. д.; см. рис. 8, фиг. *2*) — 72°. Это разновидность правильно клубковидного типа строения, названная квинквелокулиновой (лат. *quinque* — пять и *loculi* — ящичек с перегородками; см. рис. 8, фиг. *1, 2*). У форм с расположением камер в трех плоскостях под углом 120° наблюдается трилокулиновое расположение камер (от латинского *tris* — трижды; см. рис. 8, фиг. *3, 4*), а при расположении камер в двух плоскостях под углом 180° — билокулиновое расположение (от лат. *bi* — дважды; см. рис. 8, фиг. *5*).

Наблюдается также сигмоидальное расположение камер с двумя камерами в обороте. В этом случае нарастание камер последовательных по времени образования происходит в плоскостях, расположенных относительно друг друга под углом более 144° и менее 180°. В поперечном сечении таких раковин расположение камер представлено *S*-образной фигурой (см. рис. 8, фиг. *6*).

Кроме того, известны раковины гетероморфного типа строения, у которых на ранних стадиях развития наблюдается один тип раковины (например, спирально-плоскостной), а на поздних — другой (например, однорядный).

У раковин разного типа строения при изучении и описании измеряются различные параметры. Так, у спирально-плоскостных форм измеряют большой и малый диаметры и толщину (см. рис. 5). У спирально-конических форм измеряется большой и малый диаметры, а также высота раковины — наибольшее измерение между спиральной и пупочной сторонами, сделанное по оси навивания, т. е. в направлении роста раковины (см. рис. 6). У раковин спирально-винтового типа строения с округлым поперечным сечением измеряют диаметр и высоту раковины, а у уплощенных форм: высоту — наибольшее измерение в направлении роста раковины, ширину — наибольшее расстояние, перпендикулярное высоте раковины, и толщину — наибольшее расстояние, перпендикулярное ширине (см. рис. 7).

Устье. Раковины разного строения имеют устья, занимающие на раковине различное положение и имеющие различную форму. Устье может быть единичным, если оно представлено одним отверстием, или множественным, состоящим из нескольких отверстий. Последнее может быть представлено одним главным устьем и несколькими дополнительными, по форме, положению и величине отличающимися от него, но может состоять и из нескольких одинаковых отверстий.

По положению устье может быть терминальным (конечным) — расположенным на конце последней камеры, базальным — в основании последней камеры (или в основании септальной поверхности — той части раковины, которая с образованием новой камеры превращается в септу), периферическим — у периферического края и ареальным — расположенным на септальной поверхности. Кроме того, устье может представлять собой открытый конец трубчатой камеры. Базальное устье в зависимости от его расположения и типа строения раковины может быть различным: внутрикраевое — расположено в основании септальной поверхности последней камеры на пупочной стороне раковины, но не заходит в пупок; пупочно-внутрикраевое — также расположено на пупочной стороне, но заходит в пупок; пупочно-спиральное — расположено в основании септальной поверхности последней камеры, заходит на спиральную часть раковины и в пупок; пупочное — целиком открывается в пупок. У спирально-плоскостных раковин

базальное устье занимает экваториальное положение (рис. 9, фиг. *7*, *8*).

Множественное устье может состоять из ряда одинаковых отверстий, расположенных в основании септальной поверхности — базальное положение или вдоль септальных швов, а также на септальной поверхности — ареальное положение. Последний тип устья принято называть ситовидным (см. рис. 9, фиг. *22*, *23*). В другом случае множественное устье состоит из одного главного и нескольких дополнительных устьев, по форме, положению и величине отличающихся от него (см. рис. 9, фиг. *24—27*). Главное устье, как правило, занимает базальное положение и имеет те же вариации, что и простое базальное устье. Расположение дополнительных устьев различно: в септальных швах, вдоль них, могут отходить от септальных швов под определенным углом (шовные дополнительные устья), пронизывать сросшиеся устьевые пластинки (губы), закрывать пупок (внутрипупочные дополнительные устья), располагаться вдоль периферического края или на септальной поверхности.

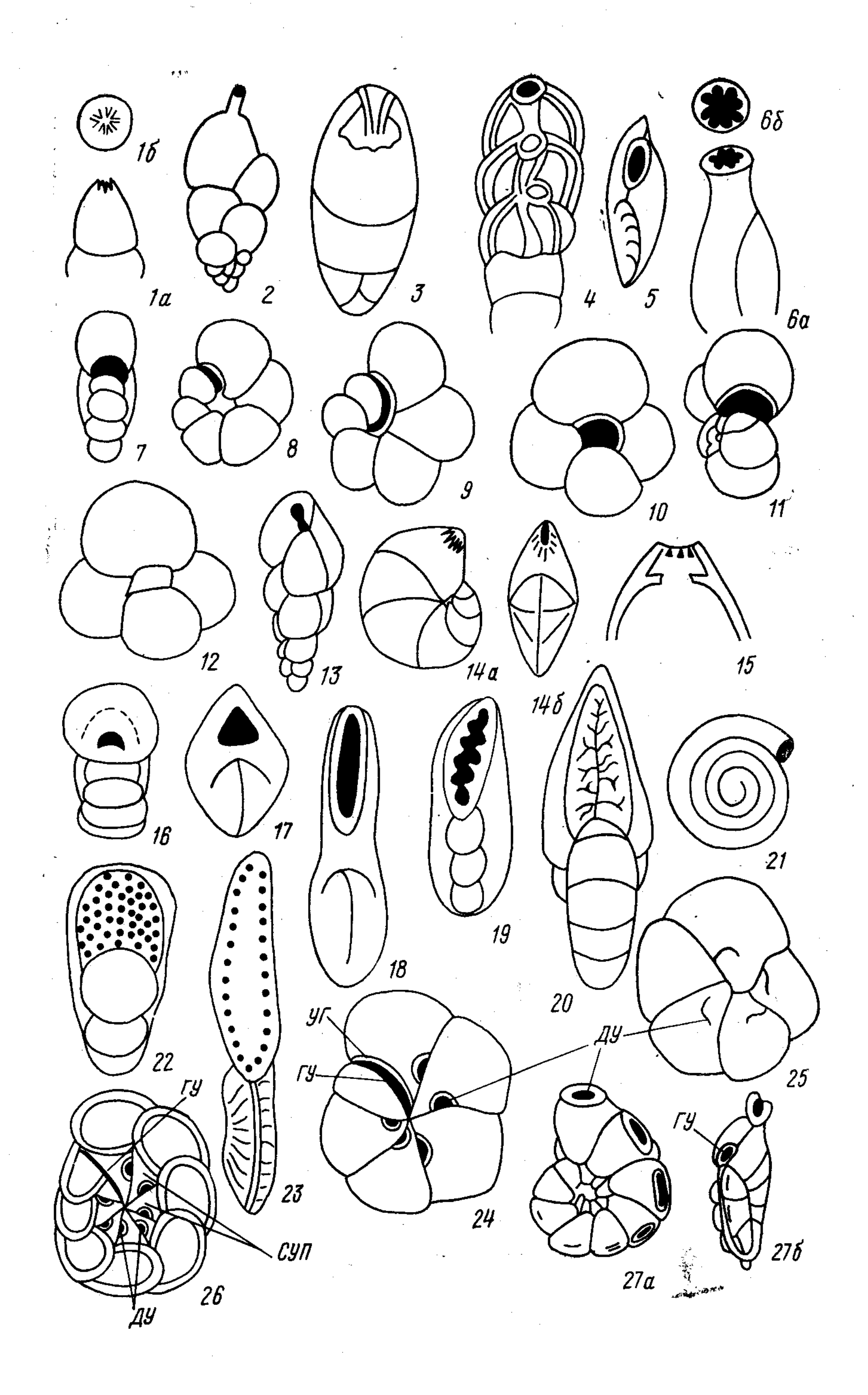
Форма единичного и главного устья различна: она может быть круглой, овальной, полукруглой, эллипсоидной, полулунной, треугольной, щелевидной, петлевидной, древовидной, лучистой (округлое или овальное отверстие, окруженное радиально расходящимися бороздками) и т. д. Имеется ряд образований, усложняющих строение устья. В первую очередь это тонкие устьевые пластинки (устьевые губы), обрамляющие устье у многих спирально-конических форм. У ряда форм терминальное устье расположено на возвышении — устьевой шейке, которая может заканчиваться отворотом. В ряде случаев рост такой шейки идет не наружу, а внутрь раковины, она достигает устья предыдущей камеры, прирастает к нему, и таким образом постепенно формируется внутренний сифон (см. рис. 9, фиг. *4*).

Другими разновидностями устьевых усложнений являются зубы и зубные пластинки. Зубы представляют собой различной формы выросты, образовавшиеся у наружной части устья внутри него. Зубы бывают палочкообразными, крючкообразными, двухраздельными, пластинчатыми, кольцевидными (рис. 10, фиг. *1—9*).

Зубные пластинки в отличие от зубов разрастаются от края устья в полость камеры и своим внутренним концом прирастают к краю устья предыдущей камеры.

При образовании новой камеры закрытое ею устье превращается в форамен — отверстие, соединяющее соседние камеры. У некоторых форм в этом случае первоначальное устье — протофорамен — зарастает, а вместо него путем резорбции образуется новое отверстие — дейтерофорамен.

У некоторых планктонных фораминифер пупок вместе с расположенным в нем устьем закрыт цилиндрическим, сферическим или другой формы образованием, называемым буллой



(см. рис. 10, фиг. *12—14*). Стенка буллы состоит из того же вещества, что и вся раковина, но является более тонкопористой, и поверхность ее более гладкая, лишена отчетливой скульптуры. Как правило, буллы имеют свои устья, характеризуются пупочным положением, но могут быть также пупочно-шовными или, реже, располагаться на других участках раковины.

Система каналов. У некоторых высокоорганизованных фораминифер с секреционной карбонатной спиральной раковиной имеется система каналов. Ее функции — транспортировка частиц или растворенного вещества из окружающей среды ко всем оборотам раковины и обратно; быстрое втягивание цитоплазмы при механическом или химическом раздражении. Система каналов развита у ряда спирально-плоскостных и спирально-конических многокамерных форм (Rotaliidae, Elphidiidae, Nummulitidae) и обнаружена также у двухкамерных спирально-конических форм (Trocholina).

У спирально-плоскостных двусторонне-симметричных форм основу системы каналов составляют два спиральных канала, расположенных в пупочной области с обеих боковых сторон раковины и связывающих между собой все камеры. От спиральных каналов отходят отростки в пупочную область, они пронизывают стенку раковины и называются «пупочные каналы». В радиальном направлении от спиральных каналов отходят меридиональные интерсептальные каналы, с обеих сторон которых образуются наружные отростки меридиональных каналов (рис. 11, *а*). У некоторых форм, кроме того, имеются килевой канал, проходящий вдоль периферического края, и ретральные отростки, направленные перпендикулярно меридиональным каналам (см. рис. 11, *б*). У спирально-конических форм развит один спиральный канал, который слепо начина-

Рис. 9. Типы строения устья: *1—21* — простое устье; *1—6* — терминальное устье: *1* — лучистое круглое (*а* — сбоку, *б* — со стороны устья), *2* — на устьевой шейке, круглое, *3* — устьевая шейка растет внутрь раковины, *4* — сросшиеся внутренние устьевые трубки образуют сифон, *5* — с устьевой пластинкой в виде отворота, овальное, *6* — лопастное округлое; *7—13* — базальное: *7* — экваториальное полукруглое, *8* — внутрикраевое полулунное, *9* — пупочно-внутрикраевое щелевидное, *10* — пупочное полукруглое, *11* — пупочно-спиральное полукруглое, *12* — пупочное, закрыто устьевой пластинкой в виде козырька, *13* — петлевидное; *14, 15* — периферическое, лучистое щелевидное (*а* — с боковой стороны, *б* — с периферического края); *15* — последняя камера в разрезе, видна устьевая камерка; *16 — 20* — ареальное: *16* — полукруглое, *17* — треугольное, *18* — щелевидное ровное, *19* — щелевидное лопастное, *20* — дендровидное; *21* — устье — свободный конец трубчатой камеры; *22—27* — сложное устье: *22* — ситовидное, *23* — из двух рядов круглых отверстий; *24—27* — главное и дополнительные устья: *24, 25* — главное устье внутрикраевое, дополнительные — шовные, *26* — главное устье пупочно-внутрикраевое, дополнительные — внутрипупочные, *27* — главное устье базальное, дополнительные — периферические (*а* — со спиральной стороны, *б* — с периферического края); *гу* — главные устья, *ду* — дополнительные устья, *уг* — устьевая губа (пластинка), *суп* — сросшиеся устьевые пластинки

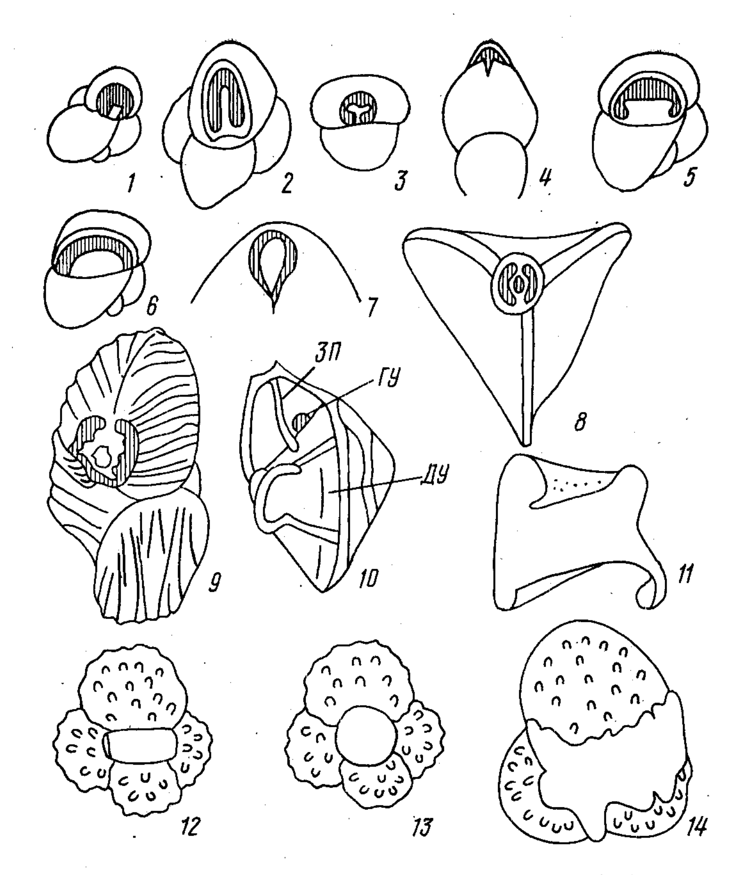
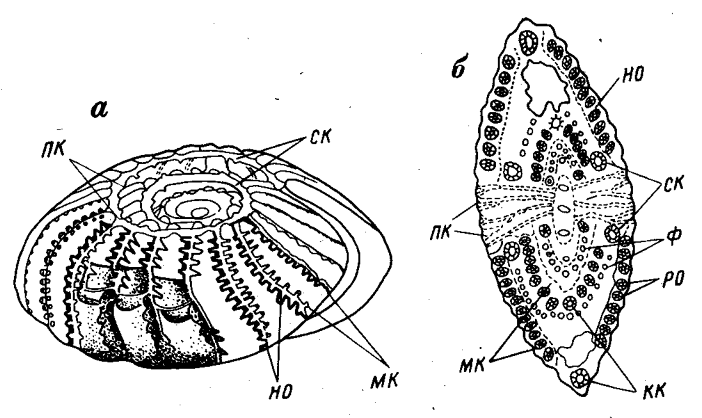


Рис. 10. Элементы, усложняющие устья: *1—9* — зубы: *1, 2* — палочкообразные, *3, 4* — двухраздельные, *5—7* — пластинчатые, *8, 9* — кольцевидные; *10, 11* — зубная пластинка: *10* — на сломанной раковине, *11* — форма зубной пластинки у одного из представителей; *12—14* — пупочные буллы: *12* — цилиндрическая, *13* — шарообразная, *14* — пупочно-шовная; *зп* — зубная пластинка, *гу* — главное устье, *ду* — дополнительные устья



ется у ранних камер, образует коническую спираль со все увеличивающимся диаметром и открывается в виде небольшого отверстия на пупочной стороне последней камеры. От спирального канала также отходят меридиональные интерсептальные каналы, а от них в свою очередь — по 4—5 веерообразно расходящихся наружных отростка, открывающихся в швах.

Дополнительный скелет. Кроме основных частей скелета — стенки раковины и перегородок между камерами — у фораминифер принято выделять еще дополнительный скелет, который может быть наружным и внутренним и развит у представителей с секреционной раковиной.

Скульптура, или наружный дополнительный скелет, у фораминифер очень разнообразна. Имеются как скульптурные элементы, более или менее равномерно расположенные по всей поверхности раковины, так и приуроченные к отдельным ее участкам — периферическому краю, пупку, септальным швам. К первой группе относятся прежде всего бугорки (пустулы), у некоторых представителей они пронизаны крупными поровыми каналами, острые шипики и иглы (рис. 12, фиг. *1—3, 5*). Последние наблюдаются у некоторых современных планктонных фораминифер, являются монокристаллическими образованиями, подвижно сочленены с поверхностью раковины, в то время как бугорки и шипики служат естественным продолжением стенки и имеют слоистое строение в случае слоистости стенки. Высота пустул и шипиков значительно меньше диаметра раковины, а длина игл может превышать его размеры в несколько раз. Так, у современной планктонной фораминиферы Hastigerina pelagica (d'Orb.) диаметр раковины около 1 мм, а длина игл достигает 12 мм. К этой же группе скульптурных элементов относятся различной формы ячейки — неправильные, правильные полигональные, продольные (см. рис. 12, фиг. *6—8*), морщины, ребра и струйки (струйчатая скульптура; см. рис. 12, фиг. *9—11*).

Скульптурные элементы, приуроченные к периферическому краю, представляют собой протягивающиеся вдоль него пластинчатые образования или валикообразные утолщения — кили (см. рис. 12, фиг. *13*). Раковина может иметь 1—3 киля. Иногда кили продолжаются и на септальных швах, образуя там септальные валики (в таком случае септальные швы становятся выпуклыми двухконтурными) или острые пластины, образующие выпуклые одноконтурные септальные швы. У не-

Рис. 11. Система каналов у спирально-плоскостной раковины. Схема: *а* — общий вид «Elphidium» craticulatum (по W. Carpenter, 1862, из работы Н. А. Волошиной, В. Н. Кузнецовой, 1964); *б* — продольное сечение Elphidium crispum (Основы палеонтологии, 1959); *ск* — спиральный канал, *пк* — пупочные каналы, *мк* — меридиональные интерсептальные каналы, *но* — наружные отростки меридиональных каналов, *кк* — килевой канал, *ро* — ретральные отростки, *ф* — форамен

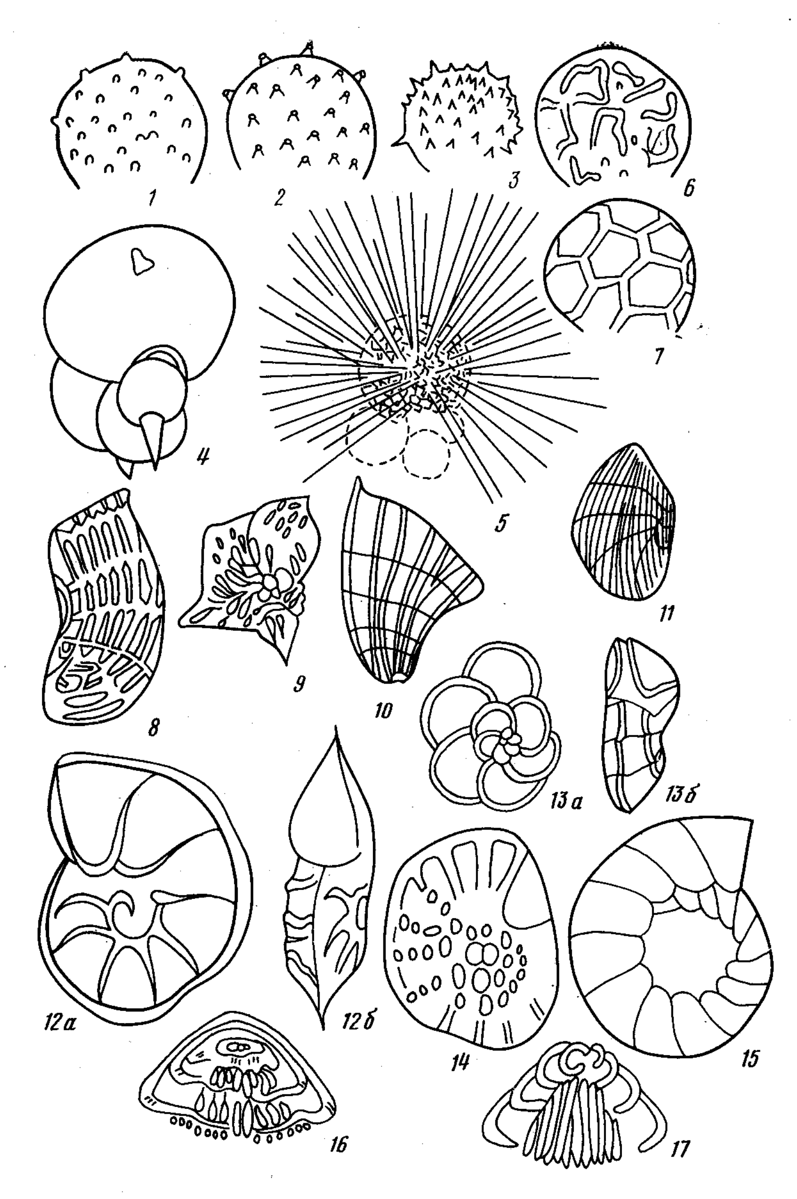


Рис. 12. Типы скульптуры у фораминифер: *1* — бугорки (пустулы), *2* — бугорки, пронизанные поровыми каналами, *3* — шипики, *4* — крупные шипы полые внутри, *5* — иглы, отходящие от ячеистой поверхности раковины, *6* — неправильные ячейки, *7* — правильные полигональные ячейки, *8* — продольные ячейки, *9* — морщины, *10* — ребра, *11* — струйки (струйчатая скульптура), *12* — тонкий пластинчатый киль и ребра вдоль септальных швов (*а* — с боковой стороны, *б* — с периферического края), *13* — двойной киль в виде двух валиков, двухконтурные септальные швы (*а* — со спиральной стороны, *б* — с периферического края), *14* — гранулы, запол-

которых форм вдоль периферического края расположены крупные полые шипы (см. рис. 12, фиг. *4*).

В области пупка поверхность раковины может быть покрыта прозрачными шаровидными или субшаровидными известковыми гранулами, расположенными беспорядочно или образующими спираль и частично распространяющимися на септальные швы, или пупочными дисками (см. рис. 12, фиг. *14, 15*). У форм с глубоким, зияющим пупком он может быть заполнен пупочной пробкой (втулкой), состоящей из отдельных известковых столбиков. Пупочная пробка может быть ограничена отдельными оборотами или пронизывать весь пупок (см. рис. 12, фиг. *16, 17*). Пупочные пробки могут быть отнесены как к элементам наружного дополнительного скелета, так как они определяют скульптуру пупочной области, так и к внутреннему дополнительному скелету, так как формирующие их столбики проходят на всю глубину пупка.

Внутренний дополнительный скелет фораминифер представлен столбиками, дополнительными септами, хоматами, парахоматами, псевдохоматами, осевыми уплотнениями и образованиями экранного типа. Столбики — известковые образования, аналогичные тем, которые формируют пупочные пробки, — развиты у некоторых спирально-плоскостных раковин. Они могут зародиться на разных уровнях спиральной раковины, пронизывают ее боковые стороны и образуют на их поверхности гранулы, расположенные в пупке, септальных швах или между ними.

Дополнительные септы — известковые образования, расположенные вертикально или горизонтально относительно основания камеры и разделяющие ее на более мелкие части — вторичные камерки.

Хоматы (гр. choma — вал, насыпь) представляют собой два непрерывных валикообразных тяжа, протягивающихся по основанию всех оборотов спирально-плоскостной раковины и с двух сторон ограничивающих устье. Промежуток между хоматами называется «тоннель». В случае наличия множественных устьев ограничивающие их хоматы становятся многочисленными и носят название парахомат. Псевдохоматы — образования, отличающиеся от хомат прерывистостью и непостоянством формы. Осевые уплотнения (аксиальные уплотнения, базальные отложения) являются дополнительными отложениями скелета, расположенными в осевой части раковины. Образования экранного типа развиты у некоторых спирально-плоскостных форм, они расположены в основании камеры недалеко от устья параллельно септам и имеют форму валиков или гребней. Эти

няющие область пупка и частично обрамляющие септальные швы, *15* — пупочный диск, *16, 17* — пупочные пробки, состоящие из отдельных столбиков: *16* — пробка ограничена отдельными оборотами, *17* — пробка не ограничена оборотами

образования создают экран, усложняющий сообщение с внешней средой. Элементы внутреннего скелета образуются в процессе индивидуального развития несколько позже основного скелета (стенка, септы), поэтому их часто называют вторичными дополнительными скелетными образованиями.

СПОСОБ ОБРАЗОВАНИЯ, СОСТАВ И СТРУКТУРА СТЕНКИ РАКОВИНЫ

Палеонтологи придают большое значение изучению состава и структуры стенки раковин фораминифер, рассматривая их в качестве ведущего признака в систематике этой группы организмов.

По составу и способу образования различаются три типа раковин: органические, агглютинированные и секреционные известковые. Много новых данных по структуре раковин фораминифер было получено за два последних десятилетия благодаря использованию электронной микроскопии и рентгеноструктурного анализа.

Органические раковины свойственны наиболее древним и примитивным фораминиферам, существующим с кембрия (или даже несколько ранее) до настоящего времени. Они состоят из неминерализованного органического вещества, которое принято называть тектином. Это сложное соединение гликопротеинов и углеводов (мукополисахаридов). Структура стенки их изучена слабо. Органическая стенка непористая.

Агглютинированные раковины известны с докембрия и существуют поныне. Они построены из различного материала, скрепленного большей частью органическим цементом. Строительным материалом могут служить зерна кварца, кальцита, полиминеральные зерна, раковины других фораминифер, опаловые и известковые спикулы.

Органическая основа раковины может быть минерализована кальцием, железом или смесью соединений в течение или после секреции органического цемента. У некоторых современных видов атаксофрагмиид и текстуляриид (роды Clavulina, Gaudryina, Textularia) отмечается в стенке раковины известковый цемент. Он состоит из кальцитовых зерен размером 0,2—0,5 мкм, которые образуют обволакивающую массу между агглютинированными зернами. Существующие в литературе указания на наличие кремневого цемента или кремневой раковины не получили подтверждения.

Поры в стенке агглютинированных раковин нерегулярные, часто неправильной формы и у многих видов слепо упираются в органический слой, выстилающий раковину изнутри. Стенка с порами неправильной формы называется альвеолярной, или лабиринтовой.

Секреционные известковые раковины фораминифер известны с докембрия и широко распространены в современных морях и океанах. Они состоят из карбоната кальция. Большинство видов строят раковины из кальцита, некоторые — из арагонита.

Среди секреционных известковых раковин выделяются следующие типы стенки: микрогранулярная, фарфоровидная, монокристаллическая и гиалиновая. Микрогранулярная стенка состоит из очень мелких кристаллов кальцита субугловатой формы с беспорядочной ориентировкой оптических осей. Размер кристаллов 1—5 мкм. В кристаллах кальцита установлено присутствие органического вещества, свидетельствующего об их секреционном происхождении. Иногда кристаллы расположены рядами, перпендикулярными к поверхности раковины, образуя фибровую или ложноволокнистую структуру. У некоторых форм в стенке в том или ином количестве присутствует агглютинат. Виды с микрогранулярной структурой могут иметь стенку, состоящую из 1—4 слоев. Микрогранулярная структура свойственна только палеозойским формам, имеющим как примитивную однокамерную (паратурамминиды), так и сложно устроенную многокамерную раковину (фузулиниды, эндотириды). Микрогранулярная стенка может быть непористой или пористой.

Фарфоровидная стенка. Этот тип стенки появился у фораминифер в каменноугольное время. Для фарфоровидных стенок раковин характерны в основном игольчатые беспорядочно расположенные кристаллы высокомагнезиального кальцита размером 0,5—5 мкм (преобладают 1,5 мкм). Стенка состоит из двух или трех слоев. Выделяются основной, обычно наиболее толстый слой игольчатых кристаллов, средний размер которых 4,8 мкм, и тонкий наружный или наружный и внутренний слои. Наружный слой, или поверхностный, состоит из вытянутых ромбовидных трехразмерных или плитчатых кристаллов кальцита, расположенных беспорядочно, но параллельно поверхности раковины. Иногда кристаллы расположены в виде черепицеобразной, мозаичной, кирпичной или паркетной кладки. Длина кристаллов в среднем 1,42 мкм, ширина 0,35 мкм. Стенка имеет ложные поры — слепые изогнутые канальцы, неоткрывающиеся на поверхности раковины (псевдопористая раковина). Некоторые виды милиолид с фарфоровидной стенкой обладают способностью агглютинировать посторонние частицы.

Монокристаллическая структура появилась у раковин фораминифер в конце триаса или начале юры. В этом случае раковина состоит также из высокомагнезиального кальцита, но в световом микроскопе она кажется образованной одним большим кристаллом кальцита или несколькими большими кристаллами. Монокристаллическим раковинам свойственна гомогенная структура, их стенка пористая.

Стенка гиалиновых раковин (стекловатых) может быть первично-однослойной (монопамеллярной) или двухслойной (первично-биламеллярной), или вторично-двухслойной с утолщени-

ем различного типа, образующимся в процессе роста раковины, или без утолщения (рис. 13, фиг. *1—4*). Наличие двух типов первичной стенки (однослойной или двухслойной) свидетельствует о различной секреторной деятельности животного. Слои состоят из кристаллических единиц разного порядка. Каждый элемент структуры окружен остаточным органическим веществом (органической матрицей).

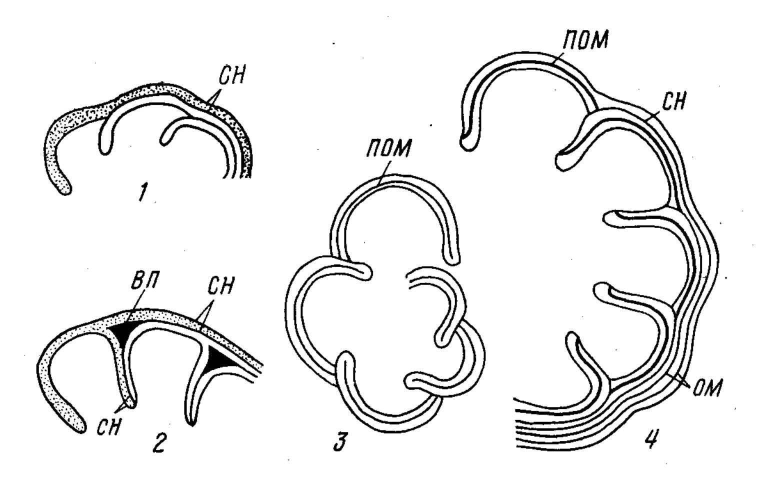


Рис. 13. Типы строения гиалиновой стенки: *1* — моноламеллярная с вторичными слоями нарастания, *2* — моноламеллярная с вторичными слоями нарастания и вторично двухслойными септами (роталоидный тип), *3* — биламеллярная без вторичных слоев нарастания, *4* — биламеллярная с вторичными слоями нарастания; *СН* — слой нарастания, *ВП* — внутрисептальное пространство, *ПОМ* — первичная органическая мембрана, *ОМ* — органическая мембрана

Для гиалиновой стенки характерна призматическая (столбчатая) микроструктура. В световом микроскопе различают два основных типа призматической микроструктуры: радиальный и зернистый. Для радиальной микроструктуры характерно расположение оптических осей в соседних кристаллических единицах, слагающих стенку, перпендикулярно к поверхности раковины, для зернистой микроструктуры — под углом 45°.

У раковин с гиалиновой и монокристаллической стенками биокристаллы кальцита или арагонита образуются на месте будущей стенки в результате биоминерализации первичной органической мембраны — матрицирующий тип биоминерализации. Микрогранулярная и фарфоровидная (игольчатая) микроструктуры относятся к инициирующему типу биоминерализации, т. е. в этом случае не происходит биоминерализация первичной органической мембраны, а отдельные биокристаллы кальцита образуются путем взаимодействия конечных продуктов метаболизма, полученных биологическим способом, с катионами внешней среды.

Структура раковины рассматривается у фораминифер в качестве ведущего признака, главным образом ранга подкласса.

Образование жесткой раковины у фораминифер является важным защитным приспособлением. В то же время с ее возникновением появляется противоречие между непрерывно растущим мягким телом и ограничивающей рост жесткой раковиной. Противоречие это разрешилось в связи с выработкой у раковины способности к росту. У наиболее примитивных агглютинирующих астроризид и саккамминид наблюдается вставочный (интеркаляционный) тип роста, при котором в органический секреционный цемент включаются новые агглютинированные частицы. Такой тип роста весьма ограничен и не получил широкого развития в эволюции фораминифер. Второй тип роста раковины — надстроечный (суперпозиционный), при нем происходит наращивание раковины вокруг постепенно смещающегося вперед устья. Надстроечный рост в эволюции агглютинирующих фораминифер привел сначала к ритмичному надстроечному росту, а затем к прерывистому росту и образованию многокамерности. Примером первого является род Hyperamminoides, обладающий трубчатой раковиной с пережимами, а второго — род Reophax с многокамерной раковиной.

При образовании раковины у секреционных фораминифер большую роль играют псевдоподии. Процесс образования новой камеры у многокамерных раковин происходит следующим образом. В области устья у основания последней камеры появляется веер псевдоподий, более значительный, чем обычно. Через некоторое время псевдоподии укорачиваются и окружаются слоем различных посторонних частиц (детрита), который образует вздутие (цисту), до известной степени определяющее форму будущей камеры. Внутри цисты на протяжении нескольких часов длится интенсивная работа цитоплазмы, заметная по энергичной циркуляции зернышек. Постепенно масса псевдоподий сокращается еще больше, образуя плотное цитоплазменное тело, уже вполне отвечающее по очертаниям будущей камере; при этом между внешней поверхностью тела и внутренней поверхностью цисты сохраняется рыхлое сплетение псевдоподий. В конце процесса образования новой камеры поверхность вздутия покрывается органической оболочкой, в которой у секреционных известковых форм происходит биоминерализация и образуется стенка камеры, состоящая из органической мембраны и $CaCO_3$. Процесс образования камеры длится около 8—24 ч. После образования камеры псевдоподии вытягиваются через устье новой камеры наружу. У однокамерных секреционных известковых фораминифер в момент увеличения роста цитоплазмы происходит резорбция раковины и вместо нее образуется аналогичная раковина больших размеров.

РАЗМНОЖЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, ПОЛИМОРФИЗМ РАКОВИНЫ

Процессы размножения изучены у некоторых современных представителей фораминифер. В их жизненном цикле — следующих друг за другом стадиях развития индивида — наблюдается чередование полового и бесполого поколений. За начальную стадию жизненного цикла принимается вегетативная особь — шизонт (агамонт), развивающаяся из зиготы и размножающаяся бесполым путем. Это обусловлено тем, что бесполое размножение присуще всем простейшим, а половое далеко не всем. Бесполое размножение носит название «шизогония», или «агамогония». В результате бесполого размножения образуются гамонты (зародыши), формирующие гаметы, слияние последних осуществляет у фораминифер половой процесс.

Гаметы фораминифер могут быть амебоидными (без жгутиков) или жгутиковыми (с двумя или тремя жгутиками). Размеры жгутиковых гамет небольшие, длина их без жгутиков от 2 до 6 мкм. Длина меньшего жгутика 3—8 мкм, большего — 9—20 мкм.

Амебоидные гаметы более крупные. Число гамет у разных видов различно — от 200—300 до 7 000 000.

Таким образом, развитие гамонта, возникшего бесполым путем, но размножающегося половым, является половой стадией жизненного цикла. Половое размножение у фораминифер носит название гамогонии. Гамонты фораминифер имеют гаплоидный (половинный) набор хромосом; так, у гамонта вида Rotaliella roscoffensis имеется 18 хромосом, различных по форме и размерам. У шизонта — диплоидный (полный) набор хромосом. Шизонт названного вида содержит 36 хромосом, составляющих 18 пар. Хромосомы каждой пары точно соответствуют друг другу по форме и размерам. Каждый член такой пары называется гомологичной хромосомой.

У всех фораминифер, у которых наблюдается чередование полового и бесполого поколений, жизненный цикл протекает по изложенной схеме. Однако в размножении разных конкретных видов очень много различий. Для некоторых групп фораминифер до сих пор не установлено наличие полового размножения и предполагается, что они размножаются только бесполым путем. В таком случае утеря полового процесса, видимо, является вторичной, так как у ряда даже самых примитивных однокамерных форм чередование поколений имеет место.

Шизогония, или бесполое размножение, начинается с шизонта, образовавшегося из зиготы и имеющего диплоидный набор хромосом. Сначала идет рост шизонта, в ходе которого происходят многочисленные митозы (деления ядра). По окончании митозов и достижении шизонтом зрелого состояния он

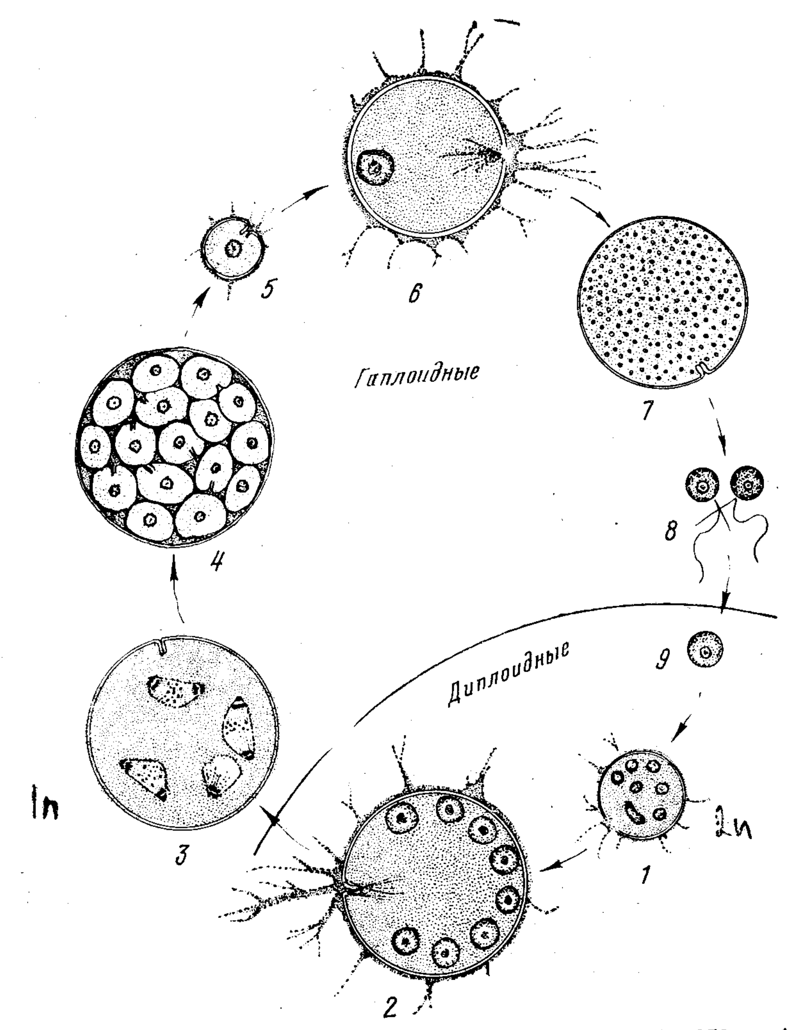


Рис. 14. Жизненный цикл Myxotheca arenilega (по K. Grell, 1958 из A. Loeblich, H. Tappan, 1964): *1—5* — шизогония, *6—9* — гамогония: *1* — юный многоядерный шизонт с диплоидным набором хромосом в ядрах; *2* — взрослый шизонт; *3* — в шизонте происходит редукционное деление ядра — мейоз, приводящее к образованию гаплоидного набора хромосом в ядрах; *4* — шизогония с образованием эмбрионов (агамет); *5* — вышедший из раковины шизонта юный гамонт со своей раковиной; *6* — взрослый гамонт; *7* — образование гамет в гамонте; *8* — гаметы с гаплоидным набором хромосом в ядре, вышедшие из раковины гамонта; *9* — зигота с диплоидным набором хромосом, образовавшаяся от слияния гамет. Гаметогамная группа фораминифер

образует эмбрионы (агаметы). Перед образованием эмбрионов у фораминифер происходит мейоз — процесс деления ядра, сопровождающийся редукцией хроматина, в результате чего агаметы получают гаплоидный набор хромосом. Раковина ши-

зонта растворяется, а каждый эмбрион образует свою раковину, растет и преобразуется в юный гамонт. После этого происходит рост гамонта, и по достижении им взрослого состояния заканчивается процесс шизогонии жизненного цикла и начинается его гамогамная стадия.

Эмбрионы всех фораминифер проходят пелагическую стадию существования, а затем, если они относятся к бентосной группе, переходят к бентосному образу жизни.

Процесс бесполого размножения изучен как у примитивных однокамерных фораминифер (рис. 14, фиг. *1—5*), так и у более высокоорганизованных многокамерных представителей.

Гамогония, или половое размножение, происходит, как уже говорилось, с участием гамонта. Во время роста гамонта у него наблюдается только одно ядро, после окончания роста гамонта начинается деление ядра. По поведению гамонта во время деления ядра и по характеру образования гамет среди фораминифер выделены три группы: гаметогамные, автогамные и пластогамные (или гамонтогамные).

Гаметогамные фораминиферы. У фораминифер этой группы гамонт образует огромное число жгутиковых гамет. Гаметы покидают раковину и сливаются (копулируют) друг с другом в воде. Имеются фораминиферы, у которых могут сливаться друг с другом гаметы одного гамонта, например Myxotheca arenilega, и фораминиферы, у которых сливаются гаметы только разных гамонтов — Iridia lucida. В первом случае один гамонт образует два типа гамет как бы различного «пола», во втором — гамонты, образующие гаметы, уже имеют различный «пол». Оба названных вида относятся к группе примитивных однокамерных фораминифер. У Myxotheca arenilega развитие полового поколения начинается с образования юного гамонта, имеющего свою раковину, затем идет рост гамонта, и по достижении взрослого состояния в нем образуются гаметы с гаплоидным набором хромосом в ядре. Двужгутиковые гаметы покидают раковину гамонта и попарно копулируют в водной среде, образуя зиготы с диплоидным набором хромосом (см. рис. 14, фиг. *5—9*). У второго вида — Iridia lucida — цикл полового размножения происходит аналогичным образом, но после завершения роста одноядерного гамонта в нем наблюдается образование вегетативных и генеративных ядер, а затем уже образование гамет.

Автогамные фораминиферы. Гамонт автогамных фораминифер образует амебоидные гаметы, которые не покидают раковину, и слияние их происходит внутри раковины гамонта.

Процесс размножения изучен у вида Rotaliella heterocaryotica (рис. 15). У него внутри раковины гамонта с гаплоидным набором хромосом происходят образование гамет, их попарное слияние (автогамное оплодотворение) и образование диплоидных зигот. После этого начинается процесс деления ядер, а затем и образование вегетативных и генеративных ядер

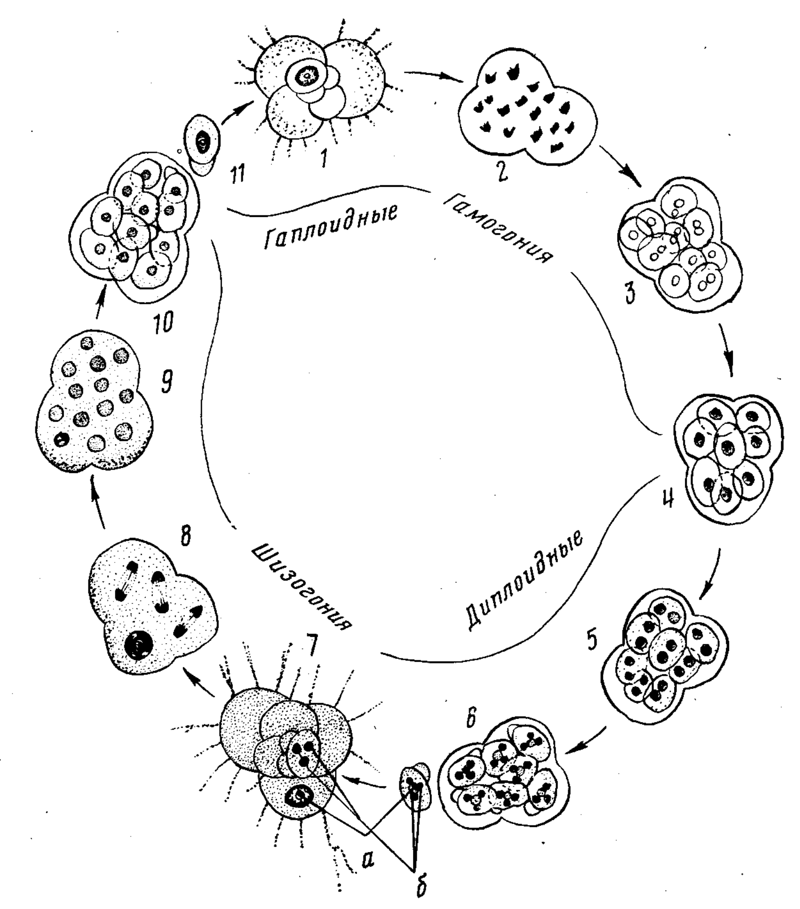


Рис. 15. Жизненный цикл Rotaliella heterocaryotica (по K. Grell, 1958 из A. Loeblich, H. Tappan, 1964): *1* — гамонт; *2* — гамонт с образовавшимися внутри раковины амебоидными гаметами; *3* — попарное слияние гамет внутри раковины гамонта (автогамное оплодотворение); *4* — зиготы, образовавшиеся от слияния гамет; *5* — деление ядра; *6* — образование вегетативных (*а*) и генеративных (*б*) ядер; *7* — четырехъядерный шизонт (одно вегетативное ядро и три генеративных); *8* — редукционное деление генеративных ядер шизонта (мейоз); *9* — деление трех генеративных ядер до двенадцати, образующих эмбрионы, и одновременно разрушение вегетативного ядра; *10* — образование гамонтов со своими раковинами; *11* — выход юных гамонтов из раковины шизонта. Автогамная группа фораминифер

(см. рис. 15, фиг. *7, а, б*). Образовавшиеся шизонты имеют по одному вегетативному и по три генеративных ядра.

Пластогамные, или гамонтогамные, фораминиферы. У фораминифер этой группы перед образованием гамет два или более гамонта соединяются в цисты — агрегаты (сизигии). Соединение раковин осуществляется путем выделения карбонатного вещества. Гаметы могут быть жгутиковыми или аме-

боидными, они сливаются попарно внутри сизигия. У форм с относительно плоской раковиной (Patellina, Spirillina) гамонты соединяются друг с другом только участками периферического края раковин, так что между ними и субстратом остается некоторое пространство. Раковины соединяются с субстратом органической оболочкой, а обращенные друг к другу стенки раковин гамонтов и внутренние перегородки растворяются. У некоторых видов таким образом может соединяться от двух до 14 гамонтов, но обычно наблюдается соединение трех гамонтов. У других фораминифер с плосковыпуклой раковиной (р. Discorbis, Rubratella и др.) раковины гамонтов попарно соединяются плоскими сторонами, при этом тоже происходит растворение соприкасающихся стенок раковин и внутренних перегородок.

Было установлено, что не все гамонты одного поколения могут соединяться друг с другом, а только определенные, таким образом, гамонты как бы сексуально различны. «Разнополыми» являются те гамонты, которые соединяются друг с другом.

После соединения гамонтов пластогамных фораминифер начинается процесс деления ядра. У автогамных и гаметогамных фораминифер этот процесс начинается сразу после окончания роста гамонта. Наступлению каждого деления предшествует удвоение ДНК, т. е. удвоение хромонем. При делении ядра происходит расщепление хромосом на старые и новые хромонемы. Число делений ядра у разных видов различно. У гаметогамных фораминифер наблюдается большое число делений, а у автогамных и пластогамных оно невелико.

На рис. 16 изображены последовательные стадии полового размножения вида Rubratella intermedia. Процесс начинается с соединения двух гамонтов. Гамонты могут иметь одинаковые размеры (см. рис. 16, фиг. *1*) и разные (см. рис. 16, фиг. *2*). Размеры гамонтов не зависят от «пола», но отражаются в величине их гамет и ядер гамет. В случае разной величины гамонтов происходит слияние гамет только разных гамонтов, поэтому в образовавшихся зиготах наблюдаются одно большое и одно маленькое ядро. После соединения гамонтов происходят неоднократное деление ядра с удвоением хромосом, образование гамет с гаплоидным набором хромосом и попарное слияние их, в результате чего образуются зиготы с диплоидным набором хромосом. На этом заканчивается процесс гамогонии, и далее в жизненном цикле фораминиферы следует процесс шизогонии.

Поколение шизонтов, образующихся половым путем, называют микросферическим, так как при слиянии маленьких жгутиковых гамет у форм с многокамерной раковиной начальная камера формируется очень маленькой в соответствии с мелкими размерами зиготы. Раковина шизонта, кроме того, в типичных случаях имеет большее число камер, оборотов и достигает бо́льших размеров, чем у гамонта.

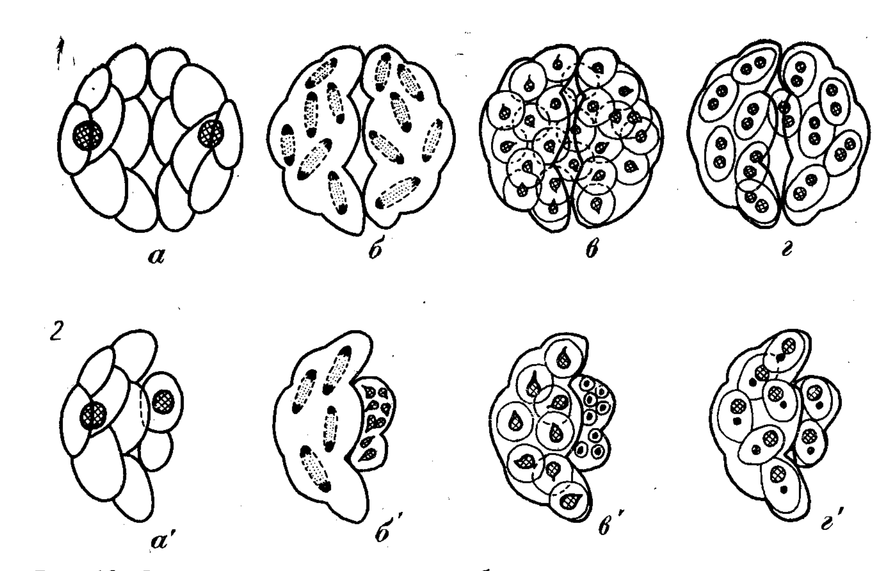


Рис. 16. Схема соединения гамонтов, образования и слияния гамет у вида Rubratella intermedia (по K. Grell, 1958) с раковинами одинаковой (*1*) и разной (*2*) величины: *а*, *а′* — соединение гамонтов; *б*, *б′* — деление ядра и удвоение хромосом; *в*, *в′* — образование гамет; *г*, *г′* — слияние гамет и образование зигот. Пластогамная группа фораминифер

Поколение же гамонтов, явившееся результатом бесполого размножения, носит название мегасферического (или макросферического), в связи с тем что начальная камера их раковины значительно крупнее, она образовалась из раковины эмбриона (агамонта), значительно более крупного, чем зигота. В противоположность микросферической раковине шизонта раковина гамонта имеет меньшее число камер, оборотов и меньшие размеры.

Описанное явление получило у фораминифер название полового диморфизма и было установлено французским исследователем М. Мюнье-Шальма в 1880 г., который, однако, объяснял его возрастными отличиями в раковине фораминифер. До установления явления диморфизма формы с одними и теми же видовыми признаками, но с разными размерами начальной камеры и раковины относили к разным видам. Истинная природа диморфизма, т. е. его связь с характером размножения фораминифер, была выяснена работами Дж. Листера и Ф. Шаудинна в конце прошлого века. В палеонтологической литературе микросферические формы получили обозначение формы *B*, а макросферические — формы *A*. Явление полового диморфизма изучено у многих видов фораминифер и может быть проиллюстрировано на видах Discorbis mediterraneus (рис. 17, фиг. *1*) и Peneroplis pertusus.

Однако дальнейшими исследованиями было установлено, что у многокамерных фораминифер раковина шизонта не всег-

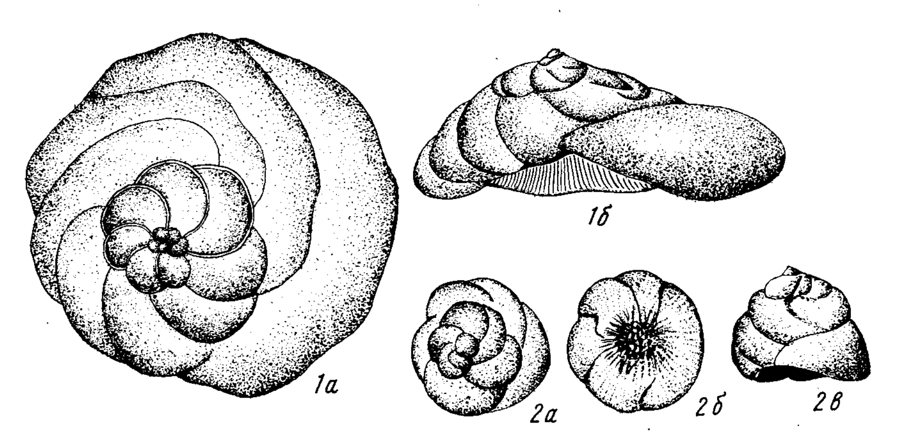


Рис. 17. Диморфизм раковины Discorbis mediterraneus (по Le Calvez 1950): *1* — взрослый шизонт (агамонт); раковина микросферическая, *2* — взрослый гамонт; раковина макросферическая (*а* — со спиральной стороны, *б* — с периферического края, *в* — с пупочной стороны). Пластогамная группа фораминифер

да микросферическая, а начальная камера раковины гамонта не всегда отличается более крупными размерами, хотя в любом случае раковины двух разных поколений одного и того же вида отличаются друг от друга какими-нибудь морфологическими признаками.

Кроме того, у некоторых видов образовавшиеся в процессе шизогонии эмбрионы дают начало не поколению гамонтов, а повторному поколению шизонтов же (агамонтов). В таком случае наблюдается не диморфизм, а триморфизм раковины, например у вида Elphidium crispum.

У тех видов, у которых гаметы не жгутиковые, а амебоидные и при этом всегда довольно крупные, зигота оказывается тоже относительно большой, в связи с чем начальная камера шизонта не очень мала и существенно не отличается от начальной камеры раковины гамонта. В этом случае нельзя говорить о микро- и мегасферическом поколениях, так же как и в случае видов, имеющих однокамерные раковины.

ИСТОРИЯ РАЗРАБОТКИ КЛАССИФИКАЦИИ

Первая классификация фораминифер как самостоятельного таксона была предложена одним из выдающихся исследователей этой группы — французским палеонтологом и стратиграфом А. д'Орбиньи в 1826 г. Он рассматривал их в качестве одного из двух отрядов головоногих моллюсков, у которых вместо сифонной трубки имеется устьевое отверстие. Им впервые было дано название отряда Foraminiferes. Этот отряд включал пять семейств многокамерных фораминифер, выделенных на основании различного расположения частей раковины,

т. е. типа строения ее. Важным открытием того времени явилось установление французским исследователем Ф. Дюжардином в 1835 г. принадлежности фораминифер к простейшим животным, тело которых состоит из саркоды (цитоплазмы) и не имеет дифференцировки на отдельные органы, свойственные головоногим моллюскам. По наличию нитевидных ветвистых псевдоподий (ложноножек) фораминиферы были отнесены к группе корненожек — Rhizopoda.

В дальнейшем разработкой классификации фораминифер занимались такие крупные исследователи, как М. Шультце, В. Карпентер, В. Паркер, Т. Джонс, А. Рейсс, К. Швагер, Г. Брэди, М. Неймайр, Д. Кушман, Д. Геллоуей, М. Глесснер, И. Хофкер, А. В. Фурсенко, Д. М. Раузер-Черноусова, А. Леблик, Е. Тэппен и многие другие. Подробная история разработки классификации фораминифер изложена в работе А. В. Фурсенко «Введение в изучение фораминифер» (1978). Далее рассмотрены работы двух последних десятилетий.

В последние десятилетия благодаря использованию в изучении простейших животных электронных микроскопов были получены новые данные об их клеточных структурах, вызвавшие необходимость пересмотра системы Protozoa. Специальным Комитетом по систематике и эволюции простейших животных под председательством Н. Д. Левайна (США) в 1979 г. была опубликована новая ревизованная классификация этой обширной группы. В этой системе, несмотря на повышение ранга таксонов многих групп, фораминиферы рассматриваются в соответствии с представлениями американских исследователей А. Леблика и Е. Тэппен в ранге отряда, включающего пять подотрядов.

В 1980 г. вышел из печати сборник статей группы ленинградских зоологов, которые внесли в эту систему некоторые изменения, продолжив тенденцию повышения ранга различных групп. В. И. Михалевич, рассматривавшая в этом сборнике фораминифер, подняла их ранг до подтипа, выделив в нем 3 надкласса, 4 класса, 6 подклассов, 6 надотрядов и 38 отрядов, увеличив число их несколько позднее (в 1981, 1983 гг.) до 46. В основу выделения надклассов (Tectinifera, Silicinifera и Calcifera) был положен химический состав стенки раковины: органический, кремниевый, известковый. Выделение в пределах каждого надкласса более низких таксонов (классов, подклассов и надотрядов) основывалось на способе образования стенок раковины (из посторонних частиц или разного способа кристаллизации и укладки кристаллов кальцита); отряды выделялись по типу строения раковины. Предложенная В. И. Михалевич классификация подтипа фораминифер выглядит следующим образом.

Надкласс Tectinifera, класс Lagynea, подкласс Lagynata, отряд Lagynida; подкласс Ammoscalariata, отряд Ammoscalariida.

Надкласс Silicinifera, класс Miliamminea, подкласс Ammo-

discata, отряды Silicotubida, Ammodiscida; подкласс Miliamminata, отряд Miliamminida.

Надкласс Calcifera, класс Textulariata, отряды Astrorhizida, Ammodiscoidida, Hormosinida, Textulariida, Nouriida, Lituolida, Ataxophragmiida, Schlumbergerinida, Trochamminida; класс Miliolata, отряды Cyclogyrida, Nubeculariida, Miliolida, Orbitolitida, Alveolinida; класс Rotaliata, надотряд Fusulinoida, отряды Reitlingerellida, Parathuramminida, Endothyrida, Biseriamminida, Tetrataxida, Archaediscida, Semitextulariida, Fusulinida; надотряд Nodosarioida, отряды Nodosariida, Lenticulinida, Polymorphinida; надотряд Rotaliolida, отряды Rosalinida, Rotaliida, Nummulitida, Spirillinida, Buliminida, Heterohelicida, Cassidulinida, Chilostomellida, Nonionida, Elphidiida; надотряд Robertinoida, отряды Ceratobuliminida, Robertinida; надотряд Carterinoida, отряд Carterinida; класс Globigerinata, отряды Globigerinida, Hantkeninida, Globorotaliida.

Не останавливаясь на разборе классификации, отметим лишь, что, с нашей точки зрения, выделение надкласса Silicinifera (формы с кремневой раковиной) не обосновано; эти формы характеризуются агглютинированной раковиной на органической основе (агглютинат представлен тонкозернистыми частицами кварца). Вызывает также возражение объединение агглютинирующих форм вместе с секреционными известковыми в один крупный таксон — надкласс Calcifera.

Столь же высокий таксономический ранг придает фораминиферам московский микропалеонтолог — специалист по современным формам Х. М. Саидова, опубликовавшая в 1981 г. классификацию надвидовых таксонов кайнозойских бентосных фораминифер. Автор предлагает сгруппировать их в три класса на основании типа стенки, который, по мнению Х. М. Саидовой, зависит от способа питания. По этому признаку среди кайнозойских бентосных фораминифер выделяются три класса: Textulariicea, Miliolicea, Rotaliicea. Первый из них включает формы с агглютинированной раковиной, являющиеся «грунтоедами», получающими необходимые биохимические элементы из грунта. Второй подкласс объединяет фораминифер с секреционной известковой стенкой (или фарфоровидной) с возможным включением агглютинированного материала; эти формы имеют смешанный тип питания, т. е. являются «грунтоедами» и «фильтраторами», получающими биохимические элементы из воды. К третьему классу отнесены формы с чисто секреционной известковой раковиной, потерявшие способность к агглютинации и являющиеся «фильтраторами». В зависимости от минерального состава секреционного вещества стенки раковины классы подразделяются на подклассы. Класс Textulariicea содержит один подкласс Astrorhizicae, объединяющий агглютинирующие формы с карбонатным цементом (отряды Astrorhizida, Hippocrepinida, Hormosinida, Ammodiscida, Lituolida, Textulariida, Trochamminida, Ataxophragmiida). В классе Miliolicea выделяются два подкласса: Rzehakinicae, содержащий формы с кремниевой секреционной стенкой (отряд Rzehakinida), и Miliolicae, характеризующийся формами с кальцитовой секреционной стенкой. Класс Rotaliicea подразделяется на два подкласса: Rotaliicae, объединяющий формы с кальцитовой секреционной стенкой (отряды Nodosariida, Rotaliida, Nonionida, Spirillinida, Buliminida, Bolivinitida, Cassidulinida), и Robertinicae, включающий формы с арагонитовой секреционной стенкой (отряды Cassidulinitida, Robertinida). Перечисленные отряды выделяются по типу строения раковины.

В том же году была опубликована работа по надвидовой классификации мелких фораминифер мезозоя — кайнозоя («Введение в изучение фораминифер» под редакцией ленинградских микропалеонтологов Н. Н. Субботиной, Н. А. Волошиновой и А. Я. Азбель). Авторы по-прежнему рассматривают фораминифер в ранге подкласса. Среди мелких мезозойских и кайнозойских форм они выделяют девять отрядов: Astrorhizida, Ammodiscida, Ataxophragmiida, Miliolida, Nodosariida, Rotaliida, Buliminida, Globigerinida, Heterohelicida. В основу выделения отрядов фораминифер положены те же критерии, что и в классификации А. В. Фурсенко. Ведущим является морфологический критерий — состав и тип строения раковины, образ жизни. В отличие от работы А. В. Фурсенко в ней текстулярииды не выделяются в качестве самостоятельного отряда, а помещаются в ранге семейства в надсемейство Lituolacea отряда Ammodiscida; ржезакиниды рассматриваются в отряде Miliolida, так как стенка их определяется как секреционная кремниевая; выделены вслед за А. А. Григялисом в качестве самостоятельного отряда планктонные фораминиферы Globigerinida.

Одновременно вышла из печати большая работа американского микропалеонтолога Ж. Р. Хайнса под названием «Руководство по фораминиферам», в котором дана надвидовая классификация подкласса фораминифер. В подклассе выделяются девять отрядов: Astrorhizida, Lituolida, Fusulinida, Miliolida, Nodosariida, Buliminida, Robertinida, Rotaliida, Globigerinida, большинство из которых соответствуют надсемействам в классификации М. Глесснера (исключение составляют Robertinida и Globigerinida). Характерными признаками отрядов являются строение раковины, состав и тип стенки, общий характер устьевого аппарата и образ жизни; принимаются во внимание и геохронологические данные.

В связи с подготовкой второго издания основ палеонтологии в 1984 г. А. Лебликом и Е. Тэппен был опубликован новый вариант надродовой классификации фораминифер. Работа содержит новейшие сведения по различным группам, полученные в результате ревизии материала, появившегося в течение двух последних десятилетий. Фораминиферы по-прежнему принимаются в ранге отряда, который включает 12 подотрядов: Allo-

gromiina, Textulariina, Fusulinina, Involutinina, Robertinina, Miliolina, Silicoloculinina, Spirillinina, Lagenina, Globigerinina, Rotaliina, Carterinina. Большинство отрядов подразделяются на надсемейства (всего 63), приведены 253 семейства, из которых 27 являются новыми, и 263 подсемейства (22 новых). Морфологические критерии выделения крупных таксонов остались те же, что в классификации этих авторов, опубликованной в 1964 г. (состав и структура стенки раковины для подотрядов, характер септации, строение септ и тип строения раковины для надсемейств). В 1988 г. опубликовано двухтомное издание книги А. Леблика и Е. Тэппен под названием «Foraminiferae genera and their Classification», базирующееся на приведенной классификации.

Настоящий обзор свидетельствует о том, что система фораминифер находится в последнее время в состоянии довольно активной разработки. Однако до сих пор отсутствует единое представление о таксономическом ранге этой группы и классификации ее на уровне высших таксонов. В учебнике принимается новый вариант классификации фораминифер, учитывающий взгляды предшествующих исследователей. Согласно предложенной системе фораминиферы рассматриваются в ранге класса типа саркодовых. В составе класса выделяются 8 подклассов и 29 отрядов. При построении системы использовалась совокупность всех возможных критериев, т. е. морфологического, онтофилогенетического, геохронологического и экологического, которые определяют сочетание признаков, свойственных тому или иному таксону.

Царство Zoa. Животные

Подцарство Protozoa Goldfuss, 1818. Простейшие животные
Тип Sarcodina Dujardin, 1838. Саркодовые
Класс Foraminifera d'Orbigny, 1826. Фораминиферы
Подкласс Allogromiata Furssenko, 1958
  Отряд Allogromiida Furssenko, 1958
Подкласс Textulariata Mikhalevich, 1980
  Отряд Astrorhizida Lankester, 1885
  Отряд Ammodiscida Furssenko, 1958
  Отряд Lituolida de Blainville, 1827
  Отряд Rzehakinida Saidova, 1981
  Отряд Trochamminida Saidova, 1981
  Отряд Textulariida Lankester, 1885
  Отряд Ataxophragmiida Furssenko, 1958
  Отряд Orbitolinida Maslakova, 1990
Подкласс Fusulinata Maslakova, 1990
  Отряд Parathuramminida Mikhalevich, 1980
  Отряд Moravamminida Maslakova, 1990
  Отряд Nodosinellida Maslakova, 1990
  Отряд Endothyrida Furssenko, 1958
  Отряд Palaeotextulariida Hohenegger et Piller, 1975
  Отряд Fusulinida Wedekind, 1937
  Отряд Involutinida Hohenegger et Piller, 1977
Подкласс Miliolata Saidova, 1981
  Отряд Cornuspirida Jirovec, 1953

  Отряд Soritida Saidova, 1981
  Отряд Miliolida Delage et Herouard, 1896
  Отряд Alveolinida Mikhalevich, 1980
Подкласс Spirillinata Maslakova, 1990
  Отряд Spirillinida Hohenegger et Piller, 1975
Подкласс Lagenata Maslakova, 1990
  Отряд Lagenida Lankester, 1885
  Отряд Polymorphinida Mikhalevich, 1980
Подкласс Rotaliata Mikhalevich, 1980
  Отряд Rotaliida Lankester, 1885
  Отряд Buliminida Furssenko, 1958
  Отряд Orbitoidida Baschkirov et Antonischin, 1974
  Отряд Nummulitida Lankester, 1885
Подкласс Globigerinata Mikhalevich, 1980
  Отряд Globigerinida Lankester, 1885
  Отряд Heterohelicida Furssenko, 1958

Основой классификации фораминифер по-прежнему остается морфология раковины, поскольку, судя по имеющимся, хотя и немногочисленным, данным по цитологии и жизненным циклам, прогрессивное усложнение мягкого тела сопровождалось в эволюции этой группы многообразием и усложнением строения раковины. Наиболее важными признаками, положенными в основу выделения подклассов, являются определяющиеся природой цитоплазмы химический состав, способ образования и микроструктура стенки раковины. В качестве дополнительных признаков при выделении подклассов использованы такие особенности строения секреционных известковых раковин, как отсутствие или наличие и характер пористости в стенке раковины, наличие каналовой системы у специализированных форм, особая форма камер, специфический характер устья, образ жизни (экологический тип: бентосный или планктонный). Приняты во внимание данные по цитологии (особенности ядерного аппарата, присутствие в цитоплазме планктонных форм везикулярного ретикулума и криптосом), а также особенности жизненных циклов и характер гамет.

Для характеристики отрядов использовано сочетание таких признаков, как отсутствие или наличие септации (однокамерные, двухкамерные и многокамерные раковины с учетом вторичного появления однокамерных форм у многих секреционных известковых фораминифер), тип строения раковины или их определенное сочетание, преобладающий характер устья, форма камер, наличие каналовой системы, характер ранних стадий онтогенеза. При этом учитывалось, что таксономическое значение некоторых морфологических признаков не оставалось постоянным, а менялось в ходе исторического развития фораминифер (обычно повышалось).

ОПИСАНИЕ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ

Класс Foraminifera d'Orbigny, 1826

Саркодовые, тело которых заключено в различную по способу образования и составу раковину: органическую, агглютинированную или секреционную известковую (преимущественно

4 Зак. 324

кальцитовую или арагонитовую). Раковины имеют одно или несколько устьев.

Жизненные циклы с чередованием полового и бесполого поколений, с промежуточной редукцией; гаметы обычно двухжгутиковые, часто разножгутиковые (один из жгутиков с двумя рядами ресничек), реже трехжгутиковые, могут быть вторично-амебоидными.

Ядерный аппарат со сложными изменениями в течение жизненного цикла; лишь у низших форм часть цикла одноядерна, а у остальных многоядерность сохраняется в течение всего жизненного цикла (кроме зиготы). При этом у наиболее продвинутых форм возникает ядерный дуализм агамонтов (шизонтов), реже гамонтов.

Преимущественно морские бентосные свободноживущие, реже прикрепленные организмы; небольшая часть перешла к планктонному образу жизни, изредка наблюдается переход к паразитизму. Докембрий — современные.

Класс включает 8 подклассов: Allogromiata, Textulariata, Fusulinata, Miliolata, Lagenata, Rotaliata, Spirillinata, Globigerinata.

Подкласс Allogromiata Furssenko, 1958. Аллогромиаты

К подклассу относятся наиболее примитивные бентосные морские, реже солоновато-водные или пресноводные преимущественно однокамерные фораминиферы с органической (протеиновой) раковиной, лишенной посторонних частиц, реже с небольшим количеством агглютинированного материала. Стенка раковины твердая или эластичная и гибкая, непористая, микроструктура гомогенная, губчатая или фибровая. Устье обычно единичное простое. Отсутствует четкая дифференциация цитоплазмы на экто- и эндоплазму; жизненный цикл автогамный (копулируют гаметы, образующиеся в пределах одной и той же особи); при чередовании поколений у большинства форм образуются жгутиковые гаметы с двумя неодинаковыми по длине жгутиками, на которых имеются два ряда тонких ресничек; в редких случаях (Allogromia) образуются амебоидные гаметы, которые рассматриваются ценогенетическим (отсутствовавшим у предков) новообразованием. Формы гомокариотные (не обладают ядерным дуализмом); агамонты (шизонты) и гамонты не отличаются по раковине. Преимущественно одиночные формы, некоторые могут образовывать колонии. Кембрий — современные. Подкласс состоит из отряда Allogromiida.

Отряд Allogromiida Furssenko, 1958. Аллогромииды

Раковина свободная или прикрепленная, однокамерная (округлая, овальная, трубчатая или неправильная), у некоторых форм двухкамерная (вторая длинная трубчатая камера с неправильно расположенными пережимами) или многокамерная с неправильным ростом камер, связанных между собой столоноподобными трубками; устье единичное простое, иногда с шейкой или узкой губой, у некоторых современных форм с внутренней устьевой трубкой, устье может быть множественное нелокализованное или на концах трубчатых выростов. Поздний кембрий — современные. Редко сохраняются в ископаемом состоянии. Более 50 родов (рис. 18).

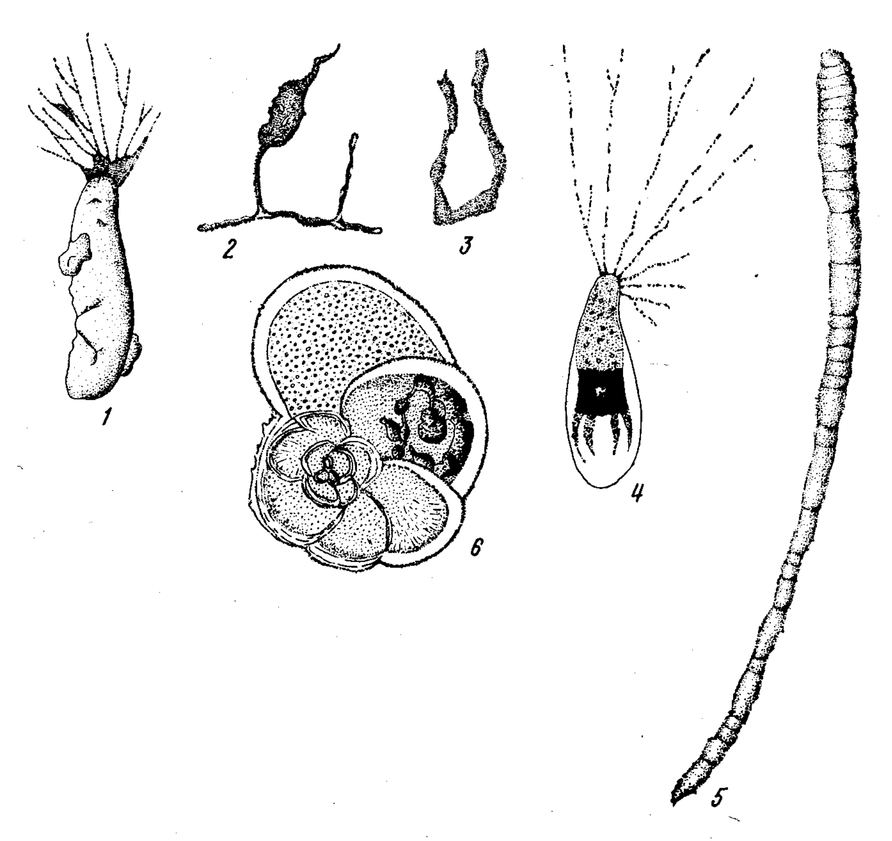


Рис. 18. Отряд Allogromiida: *1* — Hitinosaccus zuluensis Smitter, типовой вид, современная форма, Северная Африка, сублитораль, ×60; *2* — Hitinodendron bacciferum Eisenack, типовой вид, средний ордовик, Эстония, ×60; *3* — Hitinolagena gutta E. V. Bykova, типовой вид (голотип, осевое сечение), верхний ордовик, Казахстан, ×330; *4* — Lagynis baltica Schultze, типовой вид (голотип), современная форма, Балтийское море, ×180; *5* — Nodellum membranacea (Brady), типовой вид (топотип), современная форма. Северная Атлантика, ×65; *6* — Hospitella fulva Rhumbler, типовой вид (голотип), современная форма, Атлантический океан, ×95 (раковина, прикрепленная к внутренней поверхности крупной раковины другой фораминиферы)

Рис. 18—50 скомпонованы из следующих источников: Основы палеонтологии; Простейшие, 1960; Введение в изучение фораминифер, 1981; Treatise on Invertebrate. Part C. Protista 2. 1964. По сравнению с оригиналами рисунки уменьшены на 2/3.

Подкласс Textulariata Mikhalevich, 1980.
Текстуляриаты

Бентосные, преимущественно морские, реже солоновато-водные агглютинирующие фораминиферы с однокамерной, двухкамерной или многокамерной раковинами. Раковина обычно твердая, у некоторых современных форм мягкая и гибкая, состоит из различных посторонних частиц, скрепленных секреционным органическим веществом, выполняющим роль цемента, органическая основа может быть минерализована кальцием, железом или смесью соединений в течение секреции органического цемента или после (мягкие и гибкие раковины лишены такой минерализации). Стенка раковины простая однослойная или с несколькими слоями агглютинированных зерен, у продвинутых форм альвеолярная или с внутренними выростами, которые у специализированных форм образуют перегородки, подразделяющие камеры на камерки; поры в стенке нерегулярные, часто неправильной формы и у многих форм слепо упираются в выстилающий раковину изнутри органический слой, у некоторых форм имеется наружный непористый так называемый эпидермальный слой. Устье раковины единичное или множественное простое, дополнительные структуры в виде губы, шейки, иногда простого зуба; у наиболее сложно устроенных форм с большим числом камер возникает система интеграции отдельных частей раковины в виде радиальных проходов. Цитоплазма дифференцирована на экто- и эндоплазму; при гаметогенезе образуются двухжгутиковые гаметы. Формы гомокариотные; агамонты (шизонты) и гамонты различаются по раковине. Кембрий — современные. Подкласс включает 8 отрядов: Astrorhizida, Ammodiscida, Lituolida, Trochamminida, Rzehakinida, Textulariida, Ataxophragmiida, Orbitolinida.

Отряд Astrorhizida Lankester, 1885. Астроризиды

Раковина свободная или прикрепленная, однокамерная, различной формы: звездчатая, трубчатая, древовидная, часто неправильно разветвленная, иногда со вздутой центральной частью, шаровидная, эллипсовидная, дисковидная, может состоять из сложной системы ветвящихся трубок одинакового размера. Стенка раковины преимущественно простая, реже альвеолярная, у некоторых продвинутых форм с внутренними выростами, образующими перегородки, подразделяющими раковину на камерки. Устье единичное или множественное (на открытых концах трубчатых камер или выростов, может быть в виде многочисленных отверстий на поверхности раковины), простое, иногда отсутствует (тогда его заменяют отверстия между агглютинированными частицами). Кембрий — современные; многочисленными и разнообразными они становятся в ордовике и силуре, довольно широко распространены в мезозое и кайнозое; современные астроризиды обитают в морях и океанах, образуя в холодноводных условиях массовые скопления. Более 70 родов (рис. 19).

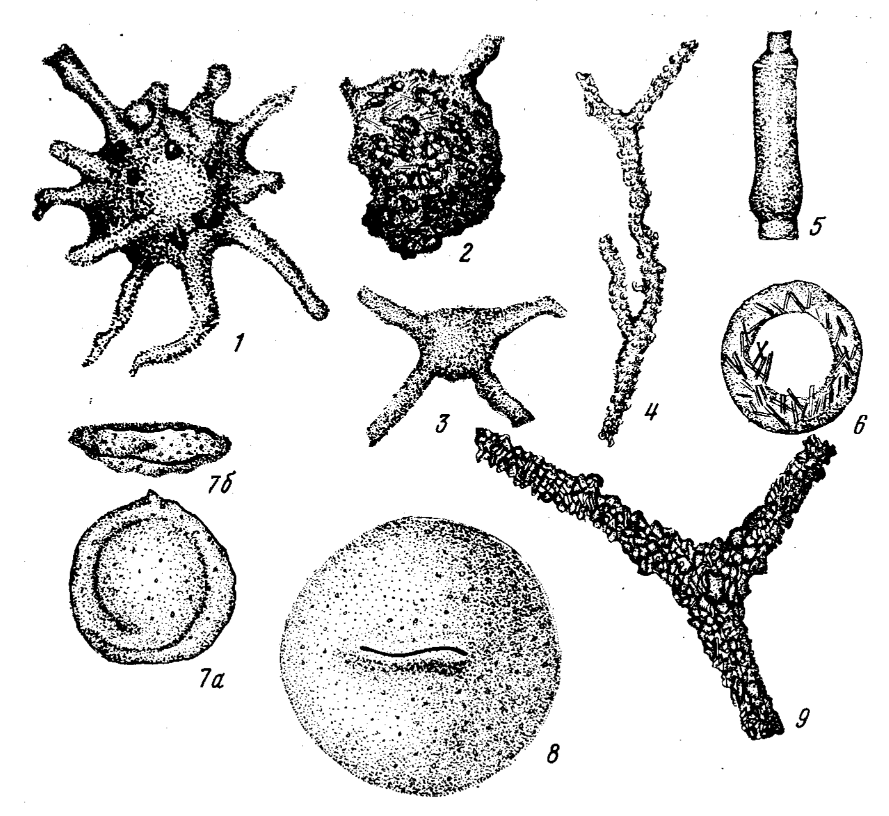


Рис. 19. Отряд Astrorhizida: *1* — Astrorhiza limnicola Sandhal, типовой вид, современная форма, Северное море, ×8; *2* — Astrammina rara Rhumbler, типовой вид, современная форма, Антарктика, ×14; *3* — Astrorhiza erratica Eisenack, средний ордовик, Эстония, ×66; *4* — Rhizammina algaeformis Brady, типовой вид, современная форма, Индийский океан, ×18; *5* — Bathysiphon nodosariaformis Subbotina, палеоцен, Северо-Западный Кавказ, ×28; *6* — B. filiformis M. Sars, типовой вид, современная форма, берег Норвегии, ×60 (поперечное сечение); *7*(*а*, *б*) — Saccammina complanata (Franke), верхний мел (кампан), Западная Сибирь, ×52; *8* — Pilulina jeffreysii Carpenter, типовой вид, современная форма, Северная Атлантика, ×13; *9* —Rhabdammina abyssorum M. Sars, типовой вид, современная форма, Северная Атлантика, ×10

Отряд Ammodiscida Furssenko, 1958. Аммодисциды

Раковина свободная или прикрепленная, двухкамерная, состоящая из начальной шаровидной камеры и второй трубчатой, прямой или дихотомически разветвляющейся, неправильно извивающейся или свернутой в неправильно клубковидную, спирально-плоскостную или спирально-коническую спираль; у

спиральных форм вторая камера может быть ложнотрубчатой; имеются гетероморфные формы, у которых трубчатая камера на поздней стадии роста раковины развернута. Стенка раковины простая. Устье обычно единичное, расположенное на конце трубчатой камеры, у форм с дихотомически ветвящейся второй камерой устье множественное на открытых концах трубок, простое. Ордовик — современные; наибольшее развитие получили в силуре и девоне; современные аммодисциды обитают в различных широтах, включая районы Арктики и Антарктики, в тепловодных бассейнах они характерны для батиали и абиссали. Более 30 родов (рис. 20).

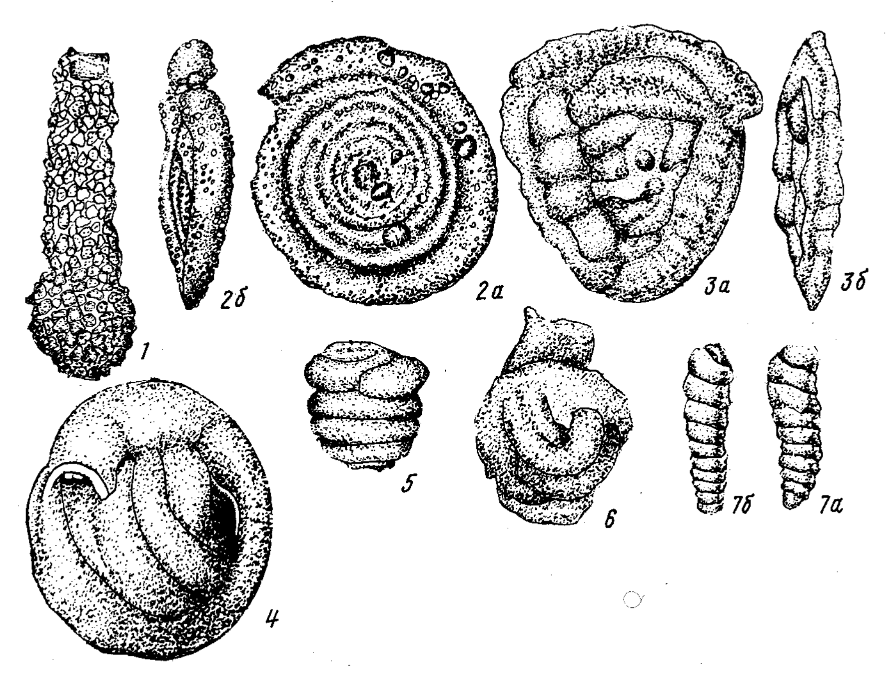


Рис. 20. Отряд Ammodiscida: *1* — Hyperammina elongata Brady, типовой вид (голотип), современная форма, Северная Атлантика, ×40; *2*(*а*, *б*) — Ammodiscus siliceus (Terquem), типовой вид (лектотип), нижняя юра (лейас), Франция, ×44; *3*(*а*,*б*) — Glomospirella umbilicata (Cushman et Waters), типовой вид (голотип), верхний карбон, США (Техас), ×68; *4* — Glomospira gordialis (Jones et Parker), типовой вид, современная форма, Атлантика. ×116; *5* — Repmanina charoides (Jones et Parker), типовой вид, даний, Кавказ, ×72; *6* — Lituotuba lituiformis (Brady), палеоцен, Северо-Западный Кавказ, ×72; *7*(*а*,*б*) — Turritellella shoneana (Siddall), типовой вид, современная форма, Северная Америка (Баффинова Земля), ×100

Отряд Lituolida de Blainville, 1827. Литуолиды

Раковина свободная, реже прикрепленная, многокамерная: однорядная, неправильно-клубковидная (стрептоспиральная) или спирально-плоскостная, у многих форм гетероморфная

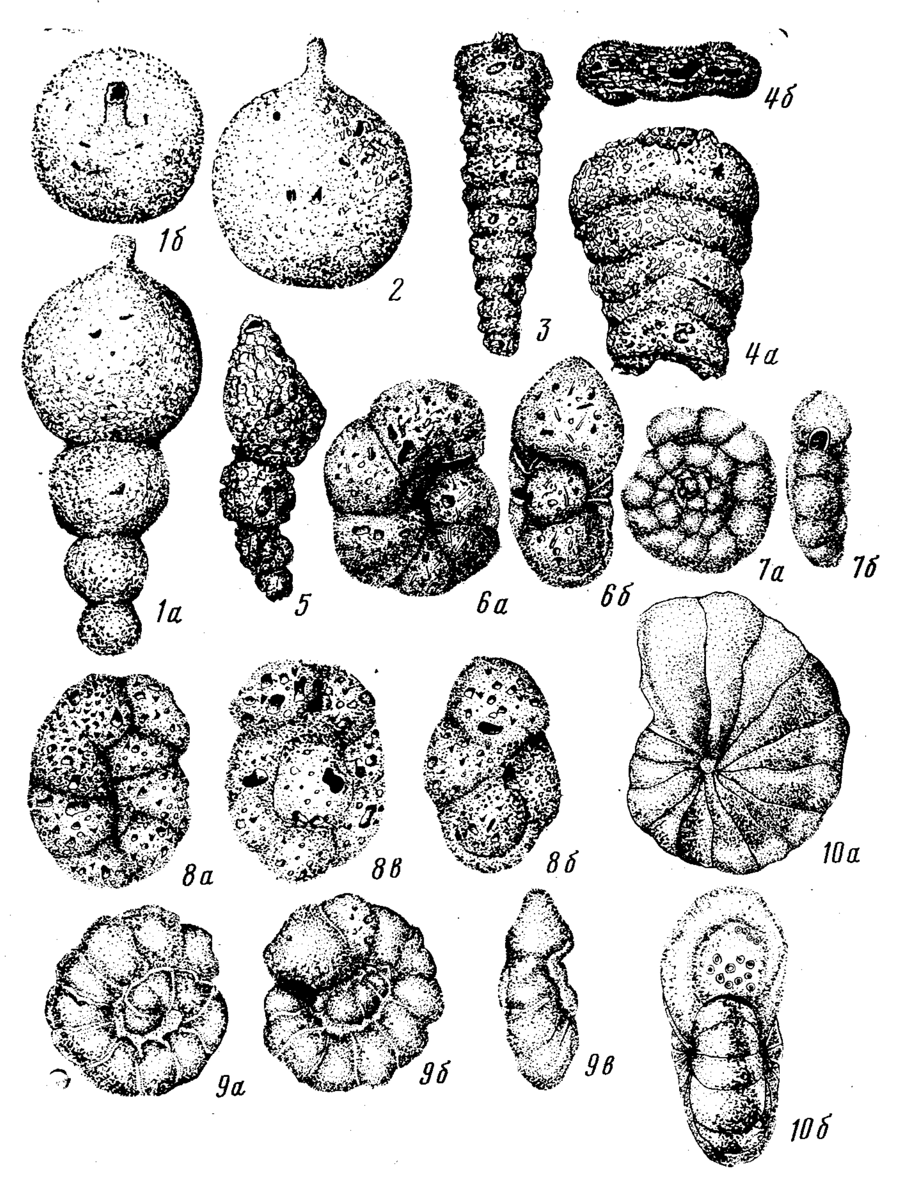


Рис. 21. Отряд Lituolida: *1*(*а*, *б*), *2* — Hormosina globulifera Brady, типовой вид, современная форма, Атлантика, ×20; *3*, *4*(*а*, *б*) — Polychasmina pawpawensis Loeblich et Tappan, типовой вид (*3* — голотип), альб, США (Техас), ×10; *5* — Reophax scorpiurus Montfort, типовой вид. современная форма, Мексиканский залив, ×45; (*а*, *б*) — Haplophragmoides canariensis (d'Orbigny), типовой вид, современная форма, Атлантика, ×44; *7*(*а*, б) — Trochamminoides proteus (Kerrer), типовой вид, современная форма, Мексиканский залив, ×17; *8*(*а—в*) — Recurvoides contortus Earland, типовой вид, современная форма, Антарктика, ×44; *9*(*а—в*) — Budashevaella multicamerata (Voloshinova et Budasheva), типовой вид (паратип), нижний миоцен, о. Сахалин, ×47; *10*(*а*, *б*) — Cyclammina cancellata Brady, типовой вид, современная форма, Атлантика, ×14

(на ранней стадии роста — стрептоспиральная или спирально-плоскостная, на поздней — однорядная или ветвистая); у специализированных относительно крупных форм (от долей до 15—18 мм в диаметре) после ранней спирально-плоскостной стадии следуют циклически расположенные камеры. Стенка раковины пористая или с непористым наружным эпидермальным слоем, простая, альвеолярная или с внутренними столбиковидными выростами, у специализированных форм с перегородками, подразделяющими камеры на многочисленные камерки. Устье единичное (может быть на шейке иногда с зубом) или множественное, простое. Карбон — современные. Более 80 родов (рис. 21, 22).

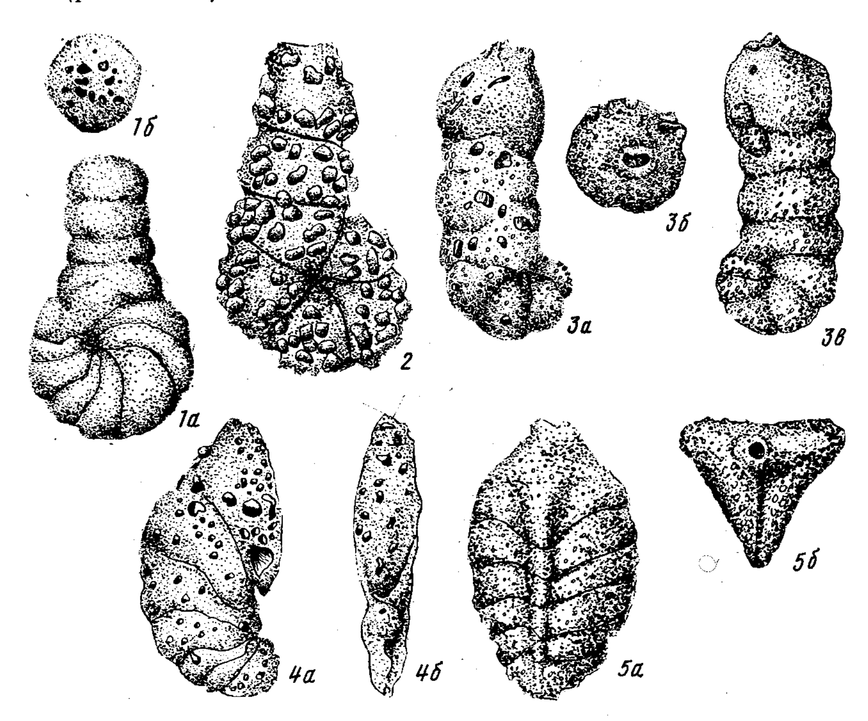


Рис. 22. Отряд Lituolida (продолжение): *1(а, б)* — Lituola nautiloidea Lamarck, типовой вид (топотип), верхний мел (кампан), Франция, ×17; *2* — Ammobaculites agglutinans (d'Orbigny), типовой вид (лектотип), миоцен, Австрия, ×48; *3(а—в)* — Haplophragmium eaquale (Roemer), типовой вид (топотип), нижний мел (готерив), ФРГ, ×20; *4(а, б)* — Ammotium cassis (Parker), типовой вид, современная форма, Тихий океан (Аляска), ×28; *5(а, б)* — Triplasia murchisoni Reuss, типовой вид (топотип), верхний мел (коньяк — нижний сантон), Австрия, × 48

Отряд Rzehakinida Saidova, 1981. Ржезакиниды

Раковина свободная многокамерная, спирально-плоскостная или правильно-клубковидная с двумя длинными трубчатыми камерами в обороте, может быть гетероморфная (на ранней

стадии правильно-клубковидная, на поздней — спирально-плоскостная). Стенка раковины тонко агглютинированная на органической основе, непористая. Устье единичное, на конце последней камеры, простое, с зубом или без него (иногда зуб в зачаточном состоянии), может быть на шейке. Мел — современные; наибольшее развитие получили в позднемеловое и палеоценовое время, современные представители обитают преимущественно в Антарктике. Более 15 родов (рис. 23).

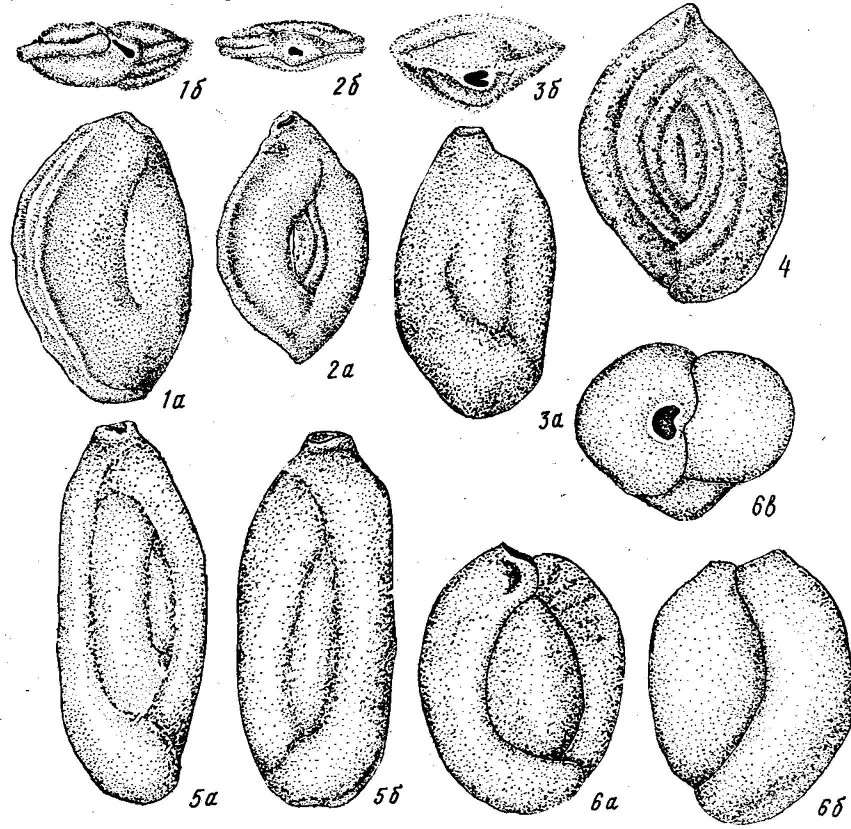


Рис. 23. Отряд Rzehakinida: *1(а, б)*, *2(а, б)* — Rzehakina epigona (Rzehak), типовой вид, палеоцен, Австрия, ×60; *3(а, б)* — Silicosigmoilina californica Cushman et Charch, типовой вид, (паратип), верхний мел, США (Калифорния), ×66; *4* — Psamminopelta bowsheri Tappan, типовой вид (голотип), нижний мел — верхний мел, США (Аляска), ×62; *5(а, б)* — Miliammina earlandi Loeblich et Tappan, современная форма, Южная Атлантика, ×105; *6(а—в)* — Trilocularena circularis (Heron—Allen et Earland), типовой вид, современная форма, Антарктика, ×36

Отряд Trochamminida Saidova, 1981. Трохамминиды

Раковина свободная, у некоторых форм прикрепленная, многокамерная, спирально-коническая, на поздней стадии роста может быть развернутой двухрядной или однорядной. Стенка

раковины преимущественно простая, реже с внутренними столбиковидными или складчатыми выростами. Устье единичное, может быть с узкой губой или множественное, простое. Карбон — современные. Около 25—30 родов (рис. 24).

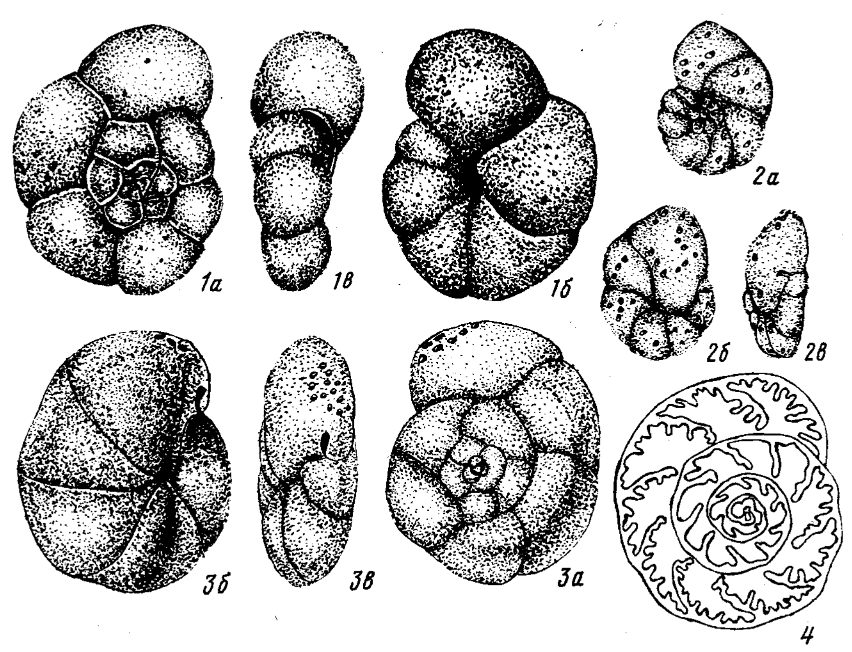


Рис. 24. Отряд Trochamminida: *1(а—в)* — Trochammina inflata (Montagu), типовой вид, современная форма, Северная Атлантика, ×86; *2(а—в)* — Trochamminula fissuraperta Stschedrina, типовой вид, современная форма, Белое море, ×66; *3(а—в)* — Arenoparrella mexicana (Kornfeld), типовой вид (генотип), современная форма, Мексиканский залив, ×109; *4* — Remaneica helgolandica Rhumbler, типовой вид, современная форма (схематический рисунок), ×210

Отряд Textulariida Lankester, 1885. Текстуляриида

Раковина свободная, иногда прикрепленная, многокамерная, преимущественно спирально-винтовая двухрядная, на ранней стадии роста может быть спирально-плоскостной или неправильно-клубковидной (стрептоспиральной), на поздней — однорядной; известны формы, у которых два ряда камер свернуты в инволютную спирально-плоскостную раковину или расположены циклически. Стенка раковины пористая, у некоторых форм может быть с непористым эпидермальным слоем; простая или с внутренними столбиковидными выростами. У специализированных форм с перегородками, образующими многочисленные камерки. Устье единичное или множественное, простое (может быть на шейке). Триас — современные. Более 50 родов (рис. 25).

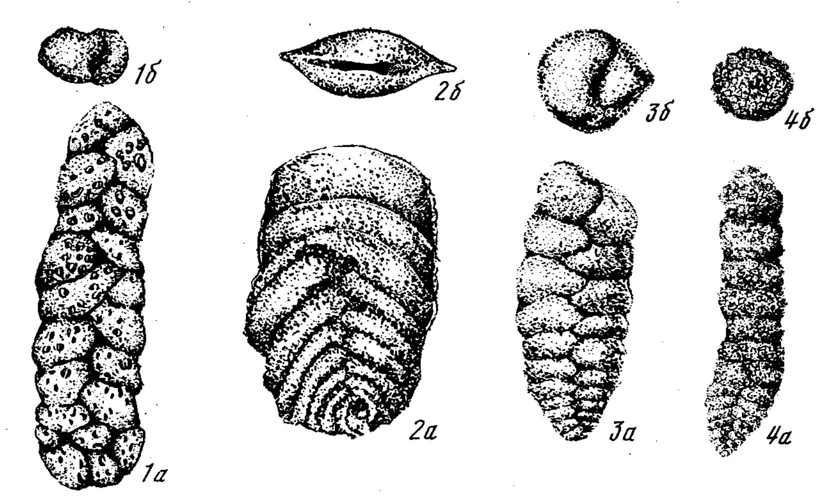


Рис. 25. Отряд Textulariida: *1(а, б)* — Spiroplectammina biformis (Parker et Jones), типовой вид (лектотип), современная форма, Аляска (море Чукчи), ×100; *2(а, б)* — Valvulina pennatula (Batsch), современная форма, Италия, ×40; *3(а, б)* — Textularia sagittula Defrance, типовой вид (топотип), плиоцен, Италия, ×26; *4(а, б)* — Bigenerina nodosaria d'Orbigny, типовой вид, современная форма, Франция, ×35

Отряд Ataxophragmiida Furssenko, 1958. Атаксофрагмииды

Раковина преимущественно свободная, многокамерная, спирально-винтовая, обычно гетероморфная, би- или триморфная (на ранней стадии спирально-коническая, до 7 камер в обороте, или спирально-винтовая трохоидная, на поздней — до двухрядной и однорядной), может быть целиком четырех- или трехрядной. Стенка раковины пористая, простая у большинства форм, может быть альвеолярная или со столбиками, у специализированных форм с вертикальными и горизонтальными перегородками, образующими многочисленные мелкие камерки. Устье единичное (внутрикраевое, ареальное, терминальное), простое, может быть на шейке, с губой, иногда с зубом, реже множественное (ситовидное) или в виде ряда внутрикраевых отверстий. Поздний триас — современные. Расцвет совпадает с позднемеловым временем. Более 60 родов (рис. 26).

Отряд Orbitolinida Maslakova, 1990. Орбитолиниды

Раковина сравнительно крупная (от 2 до 30 мм в диаметре), свободная, коническая или дисковидная, у микросферических форм на ранней (эмбриональной) стадии спирально-коническая, затем однорядная, состоящая из широких низких дисковидных или дисковидных и кольцевых камер, появляющихся у некоторых форм в конце роста раковины; у макросферических форм различают два типа эмбрионального аппарата: про-

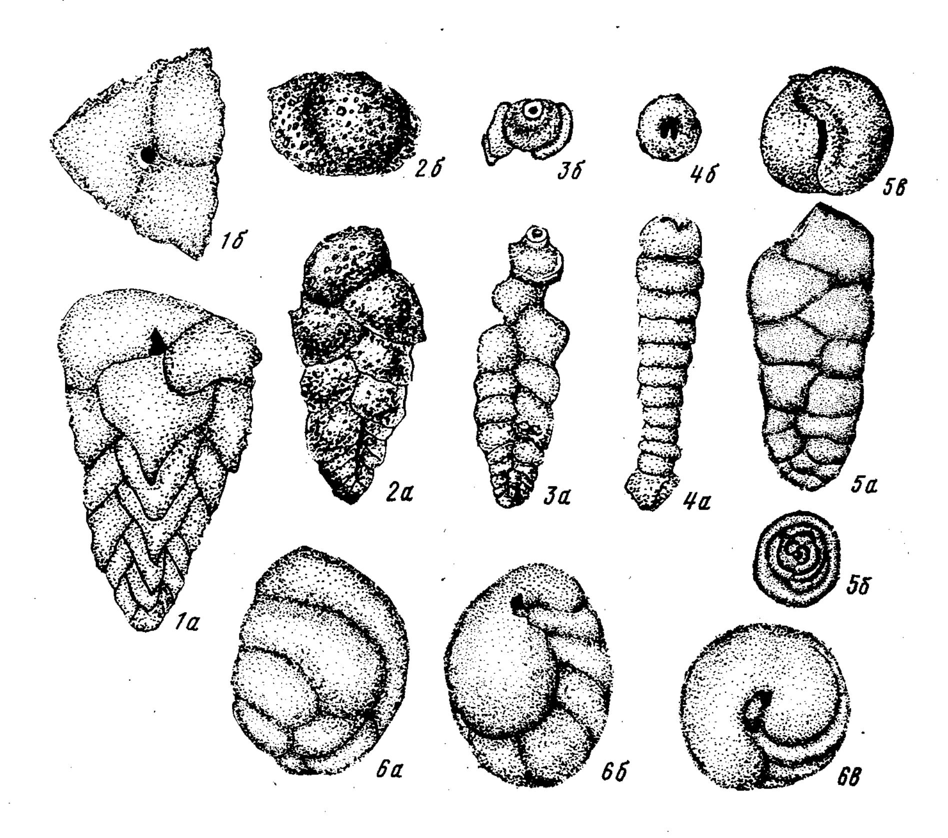
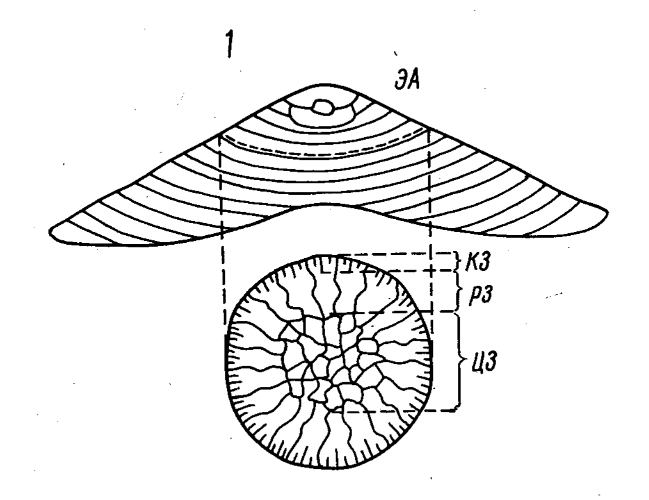


Рис. 26. Отряд Ataxophragmiida: *1*(*а*, *б*) — Verneuilina tricarinata d'Orbigny, типовой вид, верхний мел (сенон), Франция, ×80; *2*(*а*, *б*) — Gaudryina rugosa d'Orbigny, типовой вид (гипотип), верхний мел, ФРГ, ×39; *3*(*а*, *б*) — Spiroplectinata annectens (Parker et Jones), типовой вид (топотип), нижний мел (альб), Англия, ×74; *4*(*а*, *б*) — Clavulina parisiensis d'Orbigny, типовой вид (топотип), средний эоцен (лютет), Франция, ×35; *5*(*а*—*в*) —Dorothia bulletta (Carsey), типовой вид (топотип), верхний мел, США (Техас), ×68; *6*(*а*—*в*) — Ataxophragmium variabile (d'Orbigny), типовой вид (гипотип), верхний мел (сенон), Франция ×39

стой, состоящий из протоконха и дейтероконха, и сложный, с одной или двумя дополнительными зонами около эмбриональных камер. Стенка раковины пористая, сложная, с внутренними вторично образованными перегородками и столбиками; в дисковидных камерах различают 3 зоны: краевую, с вертикальными и горизонтальными перегородками; радиальную, с перегородками, представляющими собой продолжение главных перегородок краевой зоны; центральную, состоящую из разветвляющихся и соединяющихся между собой перегородок, переходящих из радиальной зоны; часто последние две зоны не различимы по структуре и соединяются в одну центральную зону. Устье множественное (ситовидное), состоящее из многочисленных округлых отверстий в центральной зоне. Расцвет в раннемеловое время. Обитали в мелководных условиях тепловодного пояса. Юра — эоцен. Около 25 родов (рис. 27).



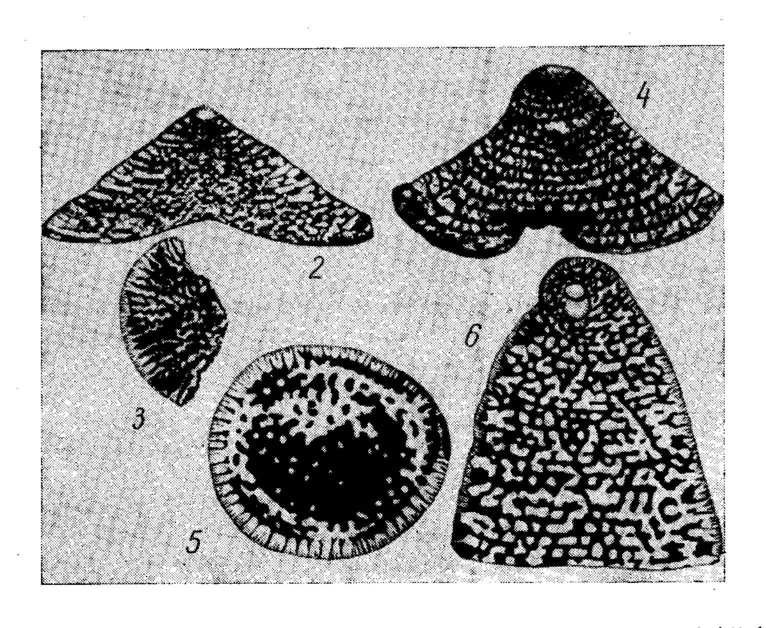


Рис. 27. Отряд Orbitolinida: *1* — схема строения раковины Orbitolina в осевом и поперечном сечениях: *ЭА* — эмбриональный аппарат, *КЗ* — краевая зона, *РЗ* — радиальная зона, *ЦЗ* — центральная зона; *2*, *3* — Orbitolina texana (Roemer), осевое и поперечное сечение (в средней части раковины), нижний мел (альб), США (Техас), ×20; *4* — Dictyoconus egyptiensis (Chapman), типовой вид (голотип), осевое сечение, эоцен (лютет), Египет, ×10; *5*, *6* — D. indicus Davies, осевое и поперечное сечение, нижний эоцен, Индия, ×20

Подкласс Fusulinata Maslakova, 1990. Фузулинаты

Вымершая группа морских бентосных фораминифер с секреционной известковой раковиной из высокомагнезиального кальцита, реже арагонита; у некоторых форм присутствует агглютинированный материал. Раковины однокамерные, двухкамерные или многокамерные различного строения. Стенка раковины у примитивных форм однослойная, у продвинутых — дифференцирована до двух-, четырехслойной с дополнительными отложениями в виде хомат, псевдохомат и осевых заполнений; микроструктура стенки микрогранулярная, состоящая из плотно упакованных, очень мелких субугловатых (ромбоэдрических) одноразмерных и разноразмерных кристаллов кальцита (0,3—6 мкм, преобладают 2—3 мкм в диаметре), расположенных беспорядочно или параллельными рядами, вытянутыми перпендикулярно к поверхности раковины, создающими волокнистый (радиально-лучистый) вид стенки; первая разновидность микрогранулярной микроструктуры в дальнейшем именуется зернистой, вторая — волокнистой. Индуцируемый тип биоминерализации, при котором минералы образуются путем взаимодействия конечных продуктов метаболизма, полученных биологическим способом, с катионами внешней среды. Устье раковины единичное или множественное, простое. Поверхность раковины гладкая. Силур — триас. Подкласс объединяет 7 отрядов: Parathuramminida, Moravamminida, Nodosinellida, Endothyrida, Palaeotextulariida, Fusulinida, Involutinida.

Отряд Parathuramminida Mikhalevich, 1980. Паратурамминиды

Раковина свободная, однокамерная, разнообразной формы: шаровидная, субшаровидная или неправильная, может быть с трубчатыми выростами или шипами; формы бентосные, но некоторые из них, по всей вероятности, обладали высокой степенью плавучести. Стенка кальцитовая, непористая, тонкопористая или с крупными порами, простая, гранулярная, однослойная, у некоторых форм дифференцирована на 2—3 слоя, устье простое, множественное (на концах трубчатых выростов) или неразличимо. Кембрий — ранний карбон (наиболее широко распространены в девоне). Более 30 родов (рис. 28).

Отряд Moravamminida Maslakova, 1990. Моравамминиды

Раковина преимущественно свободная, у некоторых немногочисленных форм прикрепленная, двухкамерная, вторая длинная трубчатая камера прямая (у прикрепленных форм обычно неправильно изогнутая) или свернута в плоскую, коническую или неправильно-клубковидную спираль, которая на поздней

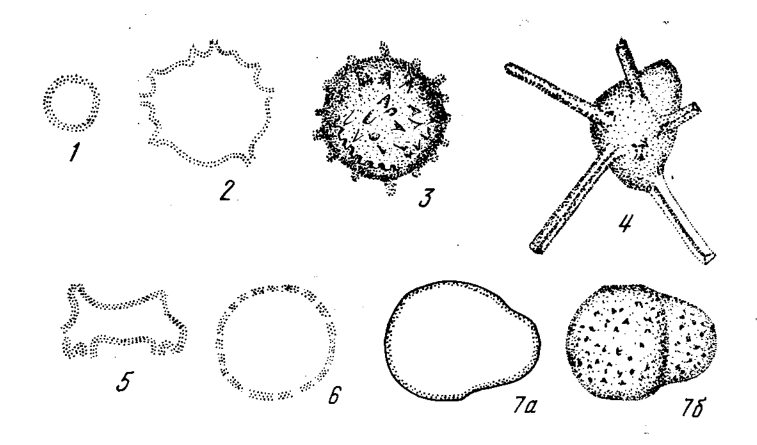


Рис. 28. Отряд Parathuramminida: *1* — Archaesphaera minima Suleimanov, типовой вид, сечение раковины, карбон, Башкирия, ×120; *2* — Parathurammina dagmarae Suleimanov, типовой вид, сечение раковины, нижний карбон, Западная Сибирь, ×47; *3* — P. magna Suleimanov, реконструкция раковины, средний девон, Башкирия, ×55; *4* — P. spinosa Lipina, реконструкция раковины, верхний девон, Урал, ×165; *5* — Irregularina karlensis Vissarionova, типовой вид, сечение раковины, средний девон, Башкирия, ×75; *6* — Cribrosphaeroides simplex (Reitlinger), типовой вид, поперечное сечение, верхний девон, Кировская область, ×76; *7* — Bisphaera malevkensis Birina (*а* — сечение раковины, *б* — реконструкция раковины), средний девон, Урал, ×50

стадии роста может быть развернута. Стенка раковины кальцитовая, иногда с включениями агглютинированных частиц, зернистая, однослойная или дифференцирована на два слоя (более крупнозернистый наружный слой и микрозернистый внутренний); для продвинутых форм отряда характерно наличие в стенке пережимов, образующих зачаточные септы. Устье простое, у примитивных форм — открытый конец трубчатой камеры, у продвинутых — базальное, иногда срединное, единичное, у развернутых форм может быть множественным (ситовидным). Ордовик — триас. Более 70 родов (рис. 29).

Отряд Nodosinellida Maslakova, 1990. Нодосинеллиды

Раковина свободная, реже прикрепленная, многокамерная, однорядная. Стенка кальцитовая, однослойная, простая, гранулярная или двухслойная, состоящая из гранулярного слоя и волокнистого, расположенного снаружи или внутри, у продвинутых форм с вторичным слоистым утолщением на обеих сторонах раковины или с внутренними вторичными вертикальными радиальными перегородками. Устье единичное, простое, терминальное, от округлого или овального до лучистого, у прикрепленных форм неотчетливое. Ордовик — пермь. Более 30 родов (рис. 30).

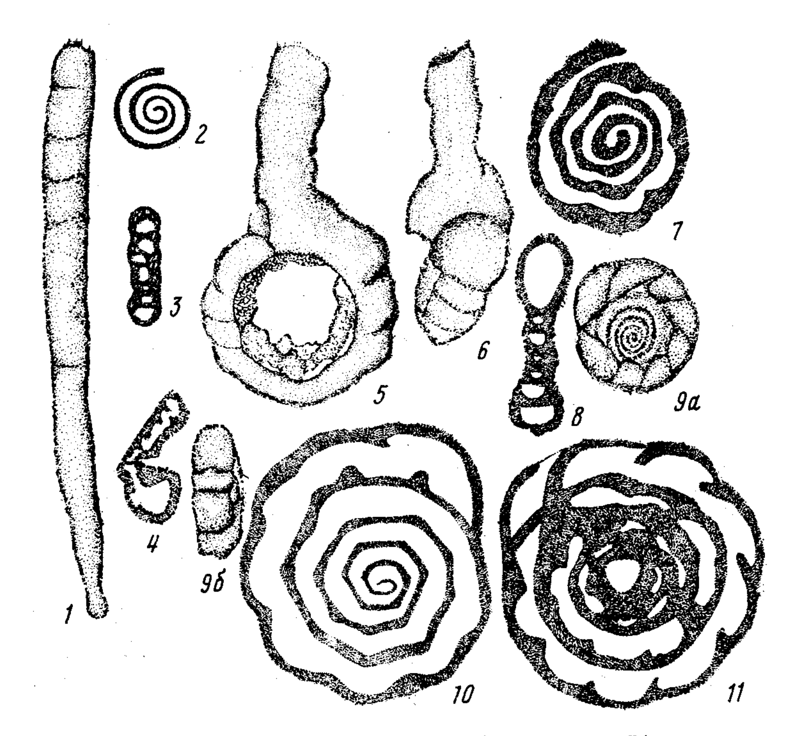


Рис. 29. Отряд Moravamminida: *1* — Earlandia perparva Plummer, типовой вид, нижний карбон, США (Техас), ×90; *2, 3* — Pseudoammodiscus priscus (Rauser), типовой вид, нижний карбон, Подмосковный бассейн: *2* — экваториальное сечение, *3* — осевое сечение (голотип), ×86; *4* — Caligella borovkensis Antropov, типовой вид, верхний девон, Самарская область, продольное сечение, ×66; *5, 6* — Moravammina segmentata Pokorny, типовой вид, средний девон, бывшая Чехо-Словакия, ×64; *7, 8* — Tournayella discoidea Dain, типовой вид, нижний карбон (турне), Донбасс: *7* — экваториальное сечение (голотип), *8* — осевое сечение паратипа, ×100; *9, 10* — Carbonella spectabilis Dain, типовой вид, нижний карбон (турне), Донбасс: *9(а, б)* — внешний вид (голотип), ×40; *10* — экваториальное сечение, ×80; *11* — Septatournayella pseudocamerata Lipina, типовой вид (голотип), нижний карбон (турне), Урал, экваториальное сечение, ×100

Отряд Endothyrida Furssenko, 1958. Эндотириды

Раковина свободная многокамерная, спирально-плоскостная или неправильно-клубковидная (плектогироидная), может быть комбинированная (на ранней стадии неправильно-клубковидная, на поздней спирально-плоскостная, иногда с выпрямлением конечной части), у некоторых продвинутых форм спирально-коническая.

Стенка раковины кальцитовая, пористая, однослойная или дифференцирована на 2—3 слоя, простая или альвеолярная с постсептальными и просептальными выростами (пластинами), образующими интерсептальные пространства (боковые камерки), у специализированных спирально-конических форм могут возникать вертикальные и горизонтальные перегородки, создающие многочисленные камерки; микроструктура стенки гранулярная, у некоторых двухслойных форм один из слоев может быть волокнистым. Устье простое, единичное или множественное (с дополнительными ареальными шовными отверстиями). Поздний девон — триас. Более 50 родов (рис. 31).

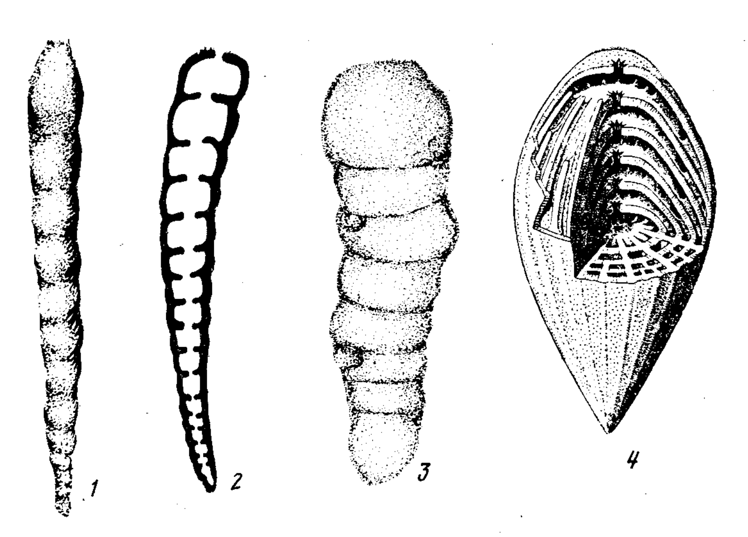


Рис. 30. Отряд Nodosinellida: *1, 2* — Earlandinita perelegans (Plummer), типовой вид, средний карбон, США (Техас): *1* — внешний вид, голотип, ×100, *2* — осевое сечение паратипа, ×90; *3* — Nodosinella digitata Brady, типовой вид (лектотип), пермь, Англия, ×48; *4* — Colaniella parva (Colani), типовой вид, реконструкция раковины (разломанная часть ее показывает строение раковины в осевом и горизонтальном сечениях), верхняя пермь, ×50

Отряд Palaeotextulariida Hohenegger et Piller, 1975. Палеотекстулярииды

Раковина свободная, многокамерная, спирально-винтовая двухрядная или два ряда камер свернуты в плоскую спираль, так что снаружи видны чередующиеся камеры последнего оборота; ранняя стадия у некоторых спирально-винтовых форм спирально-плоскостная или неправильно-клубковидная (плектогироидная), поздняя — однорядная; спирально-плоскостные раковины на поздней стадии могут быть развернуты. Стенка кальцитовая, пористая, однослойная (гранулярная) или двухслойная (с гранулярным наружным слоем и волокнистым внутренним), может включать агглютинированный материал, простая или с внутренними вторично образованными столбиками

или перегородками. Устье единичное (внутрикраевое или терминальное) или множественное (в виде ряда крупных отверстий или ситовидное), простое. Девон — пермь. Более 30 родов (рис. 32).

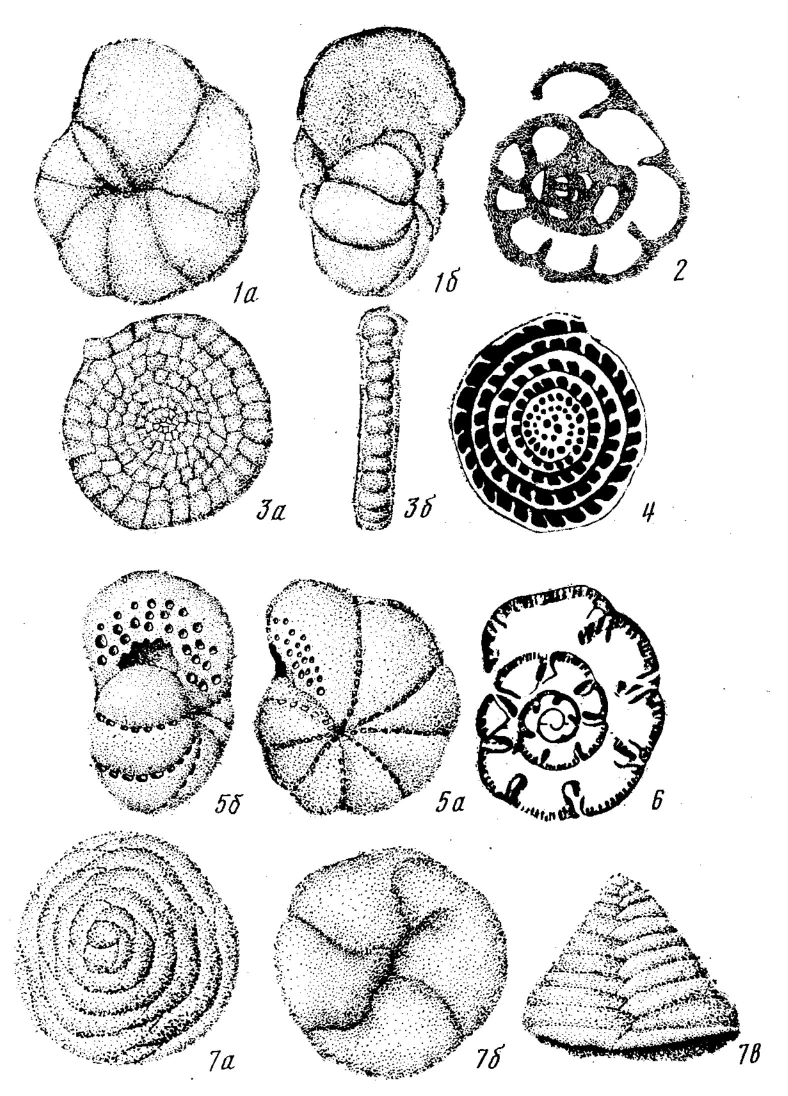


Рис. 31. Отряд Endothyrida: *1, 2* — Endothyra bowmani Phillips, типовой вид, нижний карбон, Англия, ×64: *1(а, б)* — внешний вид, *2* — экваториальное сечение; *3, 4* — Loeblichia ammonoides (Brady), типовой вид, нижний карбон (визе), Англия: *3(а, б)* — внешний вид, *4* — экваториальное сечение, ×64; *5, 6* — Bradyina rotulata (Eichwald), типовой вид, нижний карбон (визе), Самарская область: *5(а, б)* — внешний вид, *6* — экваториальное сечение, ×14; *7(а—в)* — Tetrataxis conica Ehrenberg, типовой вид, карбон, Англия, ×51

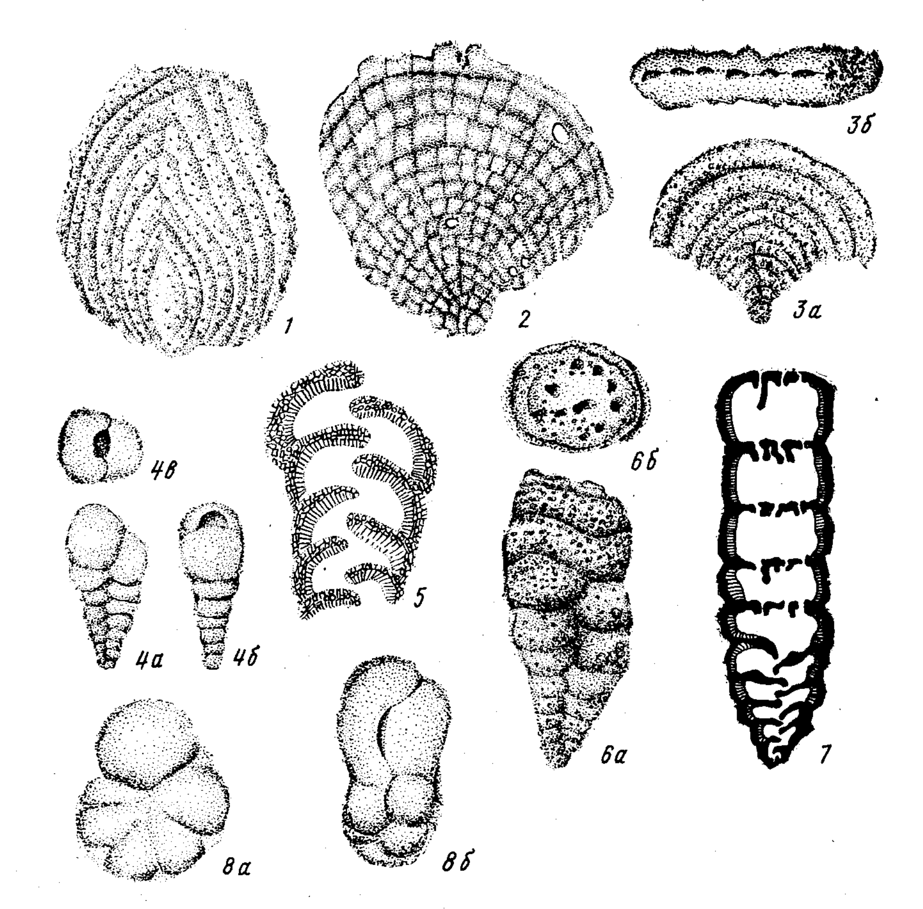


Рис. 32. Отряд Palaeotextulariida: *1* — Pseudopalmula palmuloides Cushman et Stainbrook, типовой вид (голотип), девон, США, ×127; *2, 3(а, б)* — Semitextularia thomasi A. K. Miller et Carmer, типовой вид, средний — поздний девон, США, ×86 (*2* — влажный экземпляр, показывающий межсептальные столбики); *4(а—в), 5* — Palaeotextularia grahamensis (Cushman et Waters), средний — поздний карбон, США: *4* — ×35, *5* — ×110; *6(а, б), 7* — Climacammina antiqua (Brady); *6(а, б)* — типовой вид (гипотип), ранний карбон, Шотландия, ×26; *7* — схема внутреннего строения; *8(а, б)* — Biseriammina uralica Chernysheva, типовой вид (голотип), ранний карбон, Северный Урал, ×53

Отряд Fusulinida Wedekind, 1937. Фузулиниды

Раковина сравнительно крупных размеров (до 15 мм), свободная, многокамерная, спирально-плоскостная, инволютная, от дискоидальной или чечевицеобразной до веретенообразной или шаровидной; у некоторых форм ранняя стадия неправильно-клубковидная (стрептоспиральная), поздняя может быть развернута; септы плоские, волнистые или складчатые (сосед-

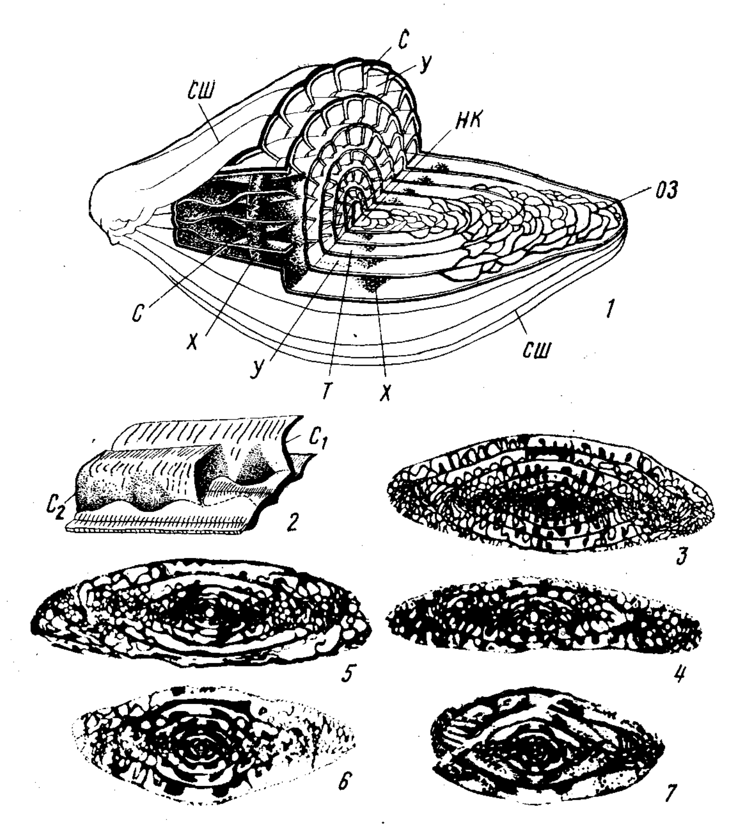


Рис. 33. Отряд Fusulinida: *1* — схема строения раковины Fusulinella: *нк* — начальная камера, *с* — септы, *сш* — септальные швы, *у* — устье, *х* — хоматы, *оз* — осевые заполнения, *т* — туннель; *2* — схема строения складчатых септ: C_1 — септа, C_2 — последующая септа (частично удалена, а след ее соприкосновения со стенкой предыдущего оборота показан пунктиром); *3, 4* — Fusulina cylindrica Fischer de Waldheim, типовой вид, средний карбон, Подмосковная котловина, осевое сечение, ×20; *5* — Triticites secalicus Say, типовой вид, верхний карбон, Самарская Лука, осевое сечение, ×12; *6* — Protriticites globulosus Putrja, типовой вид, верхний карбон, Донбасс, осевое сечение, ×20; *7* — Schubertella mulleriedi Thompson et Miller, нижняя пермь, Мексика, осевое сечение, ×20

ние складки могут срастаться, образуя вторичные камерки). Стенка раковины кальцитовая, пористая, гранулярная, тонкая или толстая; тонкая стенка однослойная или дифференцирована на несколько слоев: однослойная, состоящая из однородного слоя — протеки; двухслойная, над протекой развивается тонкий темный слой — тектум; трехслойная, состоящая из протеки, тектума и нового слоя, покрывающего его, — наружного текториума; у более продвинутых форм стенка становится четырехслойной — на месте протеки развивается более светлый слой — диафанотека и подстилающий его более темный — внутренний текториум. Толстая стенка двухслойная: под тек-

тумом расположен толстый слой — кериотека, с крупными поровыми каналами, образующими в нижней части слоя более широкие полости — альвеолы, разделяющиеся трабекулами; у некоторых специализированных фузулинид имеются вторичные выросты стенки — септулы, располагающиеся между септами продольно (аксиальные септулы) и в перпендикулярном направлении (спиральные септулы), которые бывают первого и второго порядков; дополнительные скелетные образования в виде хомат, псевдохомат, парахомат и осевых заполнений. Устье единичное или множественное (в виде ряда отверстий) в основании септы, могут присутствовать дополнительные отверстия в септе (куникулы). Карбон — пермь, расцвет в среднем и позднем карбоне. Нередко являются породообразующими (фузулиновые и швагериновые известняки). Более 100 родов (рис. 33, 34).

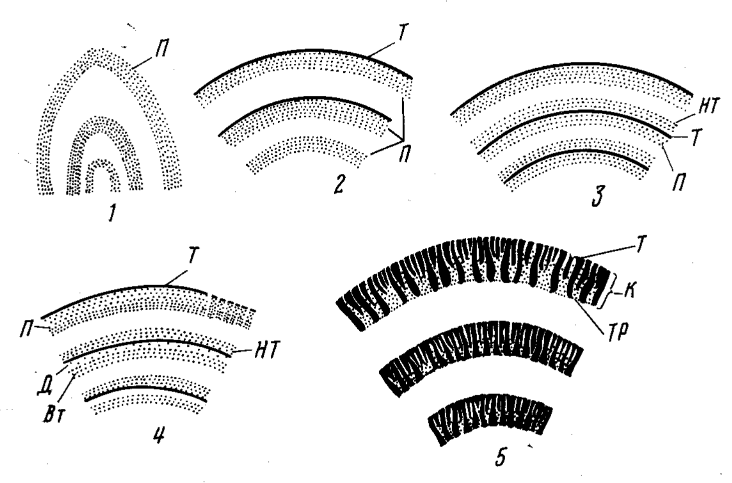


Рис. 34. Отряд Fusulinida. Строение стенки раковины фузулинид: *1* — стенка однослойная, *2* — стенка двухслойная в двух оборотах и однослойная в предыдущих, *3* — стенка двухслойная в последнем обороте и трехслойная в предыдущих, *4* — стенка трехслойная в последнем обороте и четырехслойная в предыдущих, *5* — стенка толстая двухслойная (альвеолярная); *п* — протека, *т* — тектум, *нт* — наружный текториум, *вт* — внутренний текториум, *д* — диафанотека, *к* — кериотека, *тр* — трабекулы

Отряд Involutinida Hohenegger et Piller, 1927. Инволютиниды

Раковина свободная, двухкамерная, состоящая из округлой начальной камеры и второй длинной псевдотрубчатой, свернутой в плоскую, неправильно-клубковидную или трохоидную спираль, иногда комбинированную (на ранней стадии клубковидную, на поздней — плоскую). Стенка кальцитовая или арагонитовая, пористая, простая, у наиболее древних представителей двухслойная (внутренний слой гранулярный, наружный —

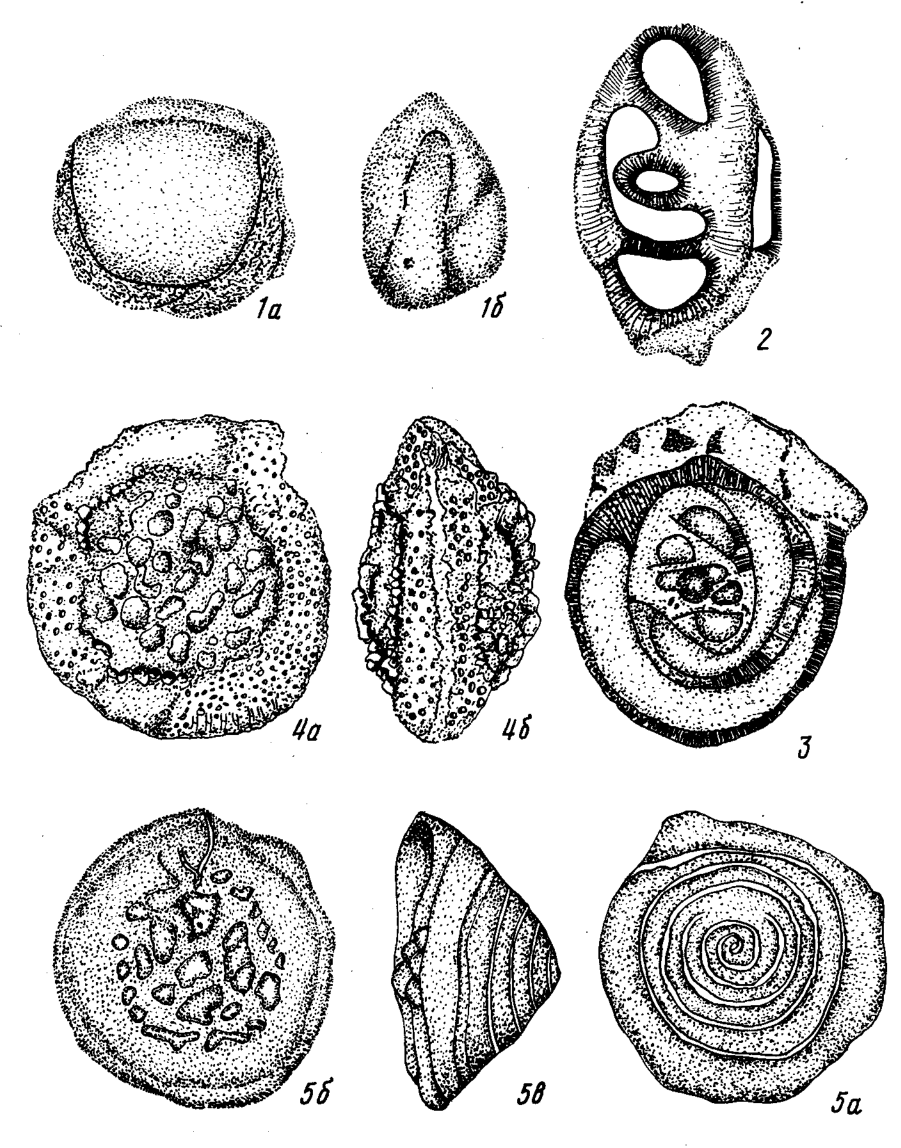


Рис. 35. Отряд Involutinida: *1—3* — Archaediscus karreri Brady, типовой вид (синтипы), ×64: *1а* — вид с боковой стороны, *1б* — вид с периферического края, *2* — осевое сечение; *3* — экваториальное сечение; *4(а, б)* — Involutina liassica (Jones), типовой вид (гипотип), нижняя юра, Англия, ×35; *5(а—в)* — Trocholina conica (Schlumberger), типовой вид, средняя юра, ФРГ, ×66

волокнистый), у продвинутых форм однослойная, волокнистая, может иметь вторичные отложения в виде столбикоподобных структур на одной или обеих сторонах раковины; у некоторых специализированных форм имеется пупочная система каналов. Устье раковины единичное, на конце трубчатой камеры, у некоторых продвинутых форм множественное с дополнительными отверстиями вдоль спирального шва между последовательными оборотами спирали. Карбон — ранний мел. Более 25 родов (рис. 35).

Подкласс Miliolata Saidova, 1981. Милиоляты

Бентосные, преимущественно морские, реже солоноватоводные фораминиферы с секреционной известковой раковиной из высокомагнезиального кальцита; формы двухкамерные или многокамерные. Известен один современный род Squamulina с однокамерной непористой раковиной, ведущий прикрепленный образ жизни, по всей вероятности, вторично упрощенный. Раковины преимущественно спирально-плоскостные или правильно-клубковидные с трубчатыми камерами и наличием у многих форм флексостиля — трубчатого отростка начальной камеры. Стенка раковины «фарфоровидная», непористая в постэмбриональной стадии или с нерегулярными псевдопорами, с внутренними столбиками или перегородками, трехслойная, микроструктура игольчатая, помимо внутренней органической выстилки в стенке имеется довольно толстый основной слой игольчатых беспорядочно расположенных кристаллов, выстланный изнутри и снаружи тонкими слоями кристаллов, ориентированных параллельно поверхности стенки. Наружный (поверхностный) слой состоит из игольчатых или плитчатых кристаллов, расположенных в виде черепицеподобной, мозаичной, кирпичной или паркетной кладки; у некоторых форм наружный слой включает небольшое или значительное количество агглютинированного материала. Кальцитовые кристаллы у милиолят образуются не на месте будущей стенки, а в пузырьках цитоплазмы, где они упаковываются и затем транспортируются к стенке формирующейся камеры (Berthold, Spindler, 1978). Устье раковины единичное или множественное, простое, дополнительные структуры главным образом в виде зуба различной сложности, иногда шейки. Поверхность раковины гладкая или скульптированная. Репродуктивный жизненный цикл автогамный; при гаметогенезе образуются двухжгутиковые гаметы. Гетерофазное чередование поколений со жгутиковыми гаметами без образования агрегатов (сизигиев) гамонтов. Формы гетерокариотные. Гамонты и агамонты (шизонты) могут различаться по раковине. У некоторых видов никаких форм полового процесса не найдено, и их размножение осуществляется только бесполым путем. Карбон — современные. В подкласс входят 4 отряда: Cornuspirida, Miliolida, Soritida, Alveolinida.

Отряд Cornuspirida Jirovec, 1953. Корнуспириды

Раковина свободная или прикрепленная, двухкамерная (как исключение однокамерная) или многокамерная, спирально-плоскостная, от эволютной до инволютной, иногда частично или полностью неправильно-клубковидная, как исключение спирально-коническая; состоит из пролокулуса с флексостилем или без него и следующих далее одной (у двухкамерных форм) или многих трубчатых камер; на поздней стадии роста раковина иногда развертывается и выпрямляется или переходит в циклический тип строения. Стенка простая. У специализированных форм на ранней стадии простая, на поздней — с внутренними вторичными перегородками, неполностью подразделяющими камеры на многочисленные камерки. Устье раковины обычно единичное, простое, иногда с ободком или на шейке, как исключение множественное, состоящее из мелких отверстий, расположенных в один ряд на устьевой поверхности. Карбон — современные. Появившись в карбоне, наибольшее распространение и развитие получили в юрское время. Более 50 родов (рис. 36).

Отряд Miliolida Delage et Herouard, 1896. Милиолиды

Раковина свободная, многокамерная, правильно-клубковидная, состоит из пролокулуса с флексостилем и 1—2 камер, расположенных в одной плоскости в 0,5—1,5 оборота, и следующих далее трубчатых камер, длиной в 0,5 оборота каждая, навивающихся клубкообразно в нескольких взаимопересекающихся плоскостях, расположенных под углами 120, 144° и как вариант этого типа 154,3°; на поздней стадии роста у некоторых форм правильно-клубкообразное навивание переходит в прямолинейно-однорядное или вторичное спирально-плоскостное с расположением камер под углом 180°; в последнем случае каждый оборот может состоять из двух эволютно- или инволютнонавивающихся камер либо из 3—8 и более; при полной объемлемости последней из двух камер раковина снаружи выглядит однокамерной. Стенка раковины преимущественно простая, у сравнительно немногих продвинутых форм с перегородками, подразделяющими камеры на камерки. Устье единичное, обычно с зубом различной сложности или множественное (ситовидное, лабиринтовое, иногда лучистое). Юра — современные. Милиолиды, появившись в юре, наиболее широкое распространение и развитие получили в неогене. Формы эвригалинные, эвритермные, обитали от сублиторали до батиальной зоны (4000 м), могут образовывать милиолидовые известковые илы или пески. Более 60 родов (рис. 37).

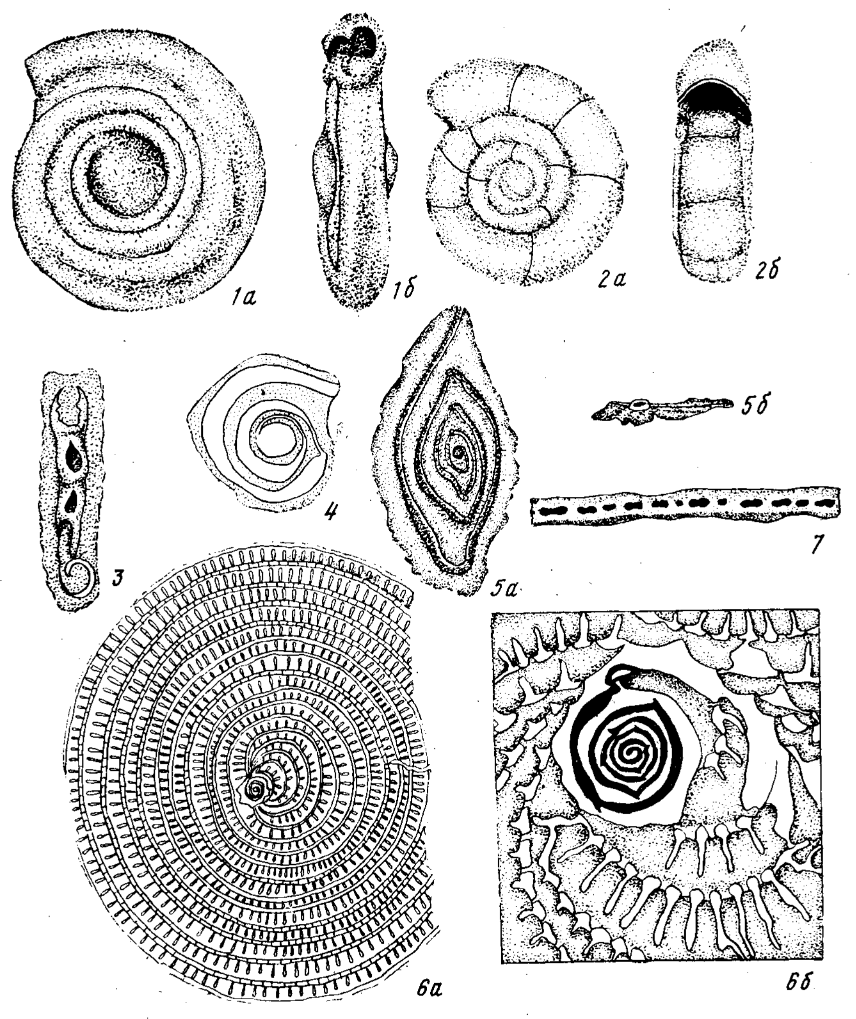


Рис. 36. Отряд Cornuspirida: *1*(*а*, *б*) — Cornuspira planorbis (Schultze), современная форма, Мексиканский залив, ×224; *2*(*а*, *б*) — Fischerina rhodiensis Terquem, типовой вид (голотип), современная форма, Средиземное море, ×79; *3* — Nubeculinella bigoti Cushman, типовой вид, верхняя юра (оксфорд), Франция, ×65; *4* — Ophthalmidium liasica (Kublet et Zwingli), типовой вид (голотип, мегасферический экземпляр), нижняя юра, Швейцария, ×14; *5*(*а*, *б*) — O. acutimargo (Brady), современная форма, Северная Атлантика, ×48; *6*, *7* — Discospirina italica (Costa), современная форма; *6а* — экваториальное сечение, показывающее строение камер, ×11, *6б* — центральная часть раковины ×58, *7* — часть раковины со стороны устья, ×44

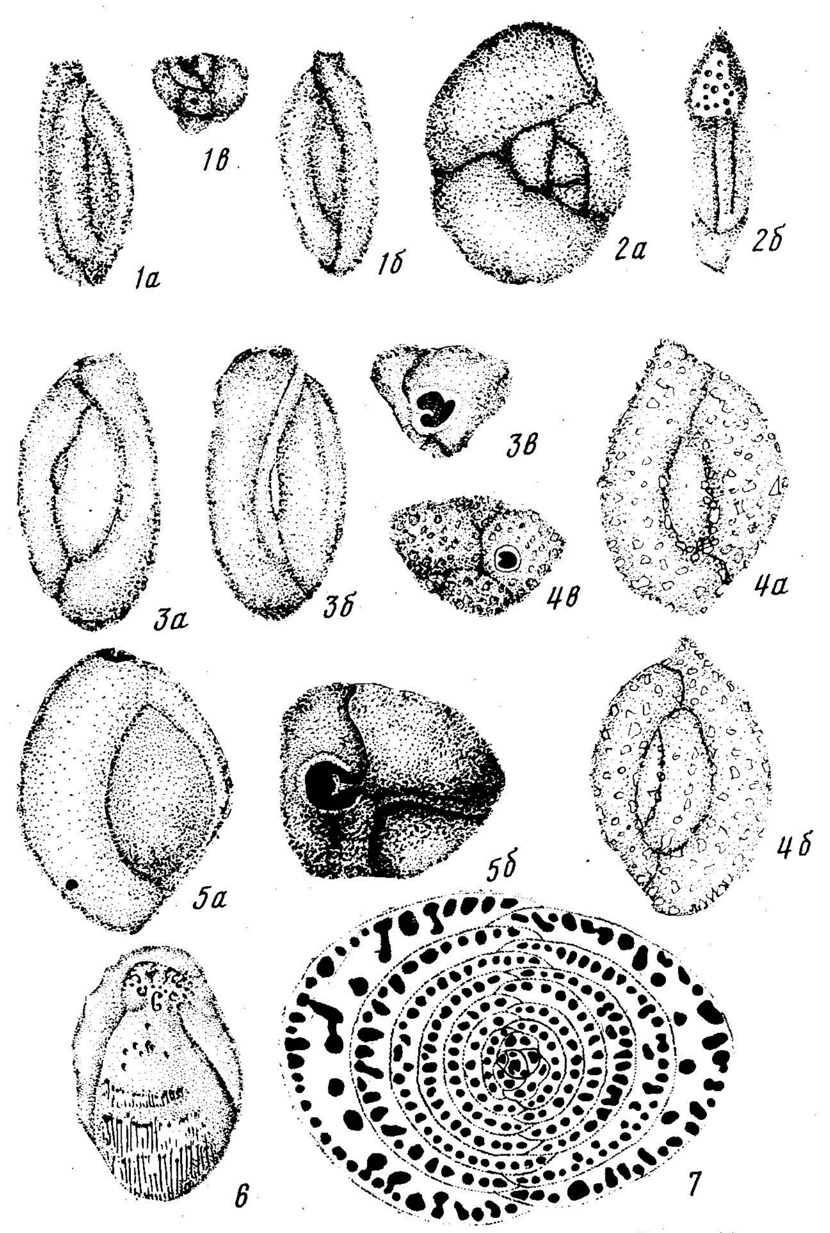


Рис. 37. Отряд Miliolida: *1*(*а—в*) — Miliola saxorum (Lamarck), типовой вид, эоцен (лютет), Франция, ×26; *2*(*а, б*) — Hauerina compressa d'Orbigny, типовой вид (голотип), миоцен, Австрия, ×57; *3*(*а—в*) — Quinqueloculina seminulum (Linne), типовой вид (неотип), современная форма, прибрежные пески Италии, ×35; *4*(*а—в*) — Siphonoperta macbeathi Vella, типовой вид (голотип), нижний плейстоцен, Новая Зеландия, ×36; *5*(*а, б*) — Triloculina trigonula (Lamarck), типовой вид, эоцен (лютет), Франция, *6* — Fabularia ovata Roissy, общий вид, ×10; *7* — горизонтальное сечение микросферического экземпляра, ×41

Отряд Soritida Saidova, 1981. Соритиды

Раковина обычно свободная, реже прикрепленная, многокамерная, преимущественно крупная, спирально-плоскостная вся или только на ранней стадии, на которой у некоторых форм за пролокулусом следует вторая трубчатая неподразделенная камера, на поздней стадии развернутая однорядная или циклическая. Стенка простая или с внутренними межсептальными столбиками (септулами), не делящими камеры на изолированные полости, у специализированных форм с радиальными перегородками, подразделяющими камеры на камерки, связь между которыми осуществляется с помощью столонов. Устье

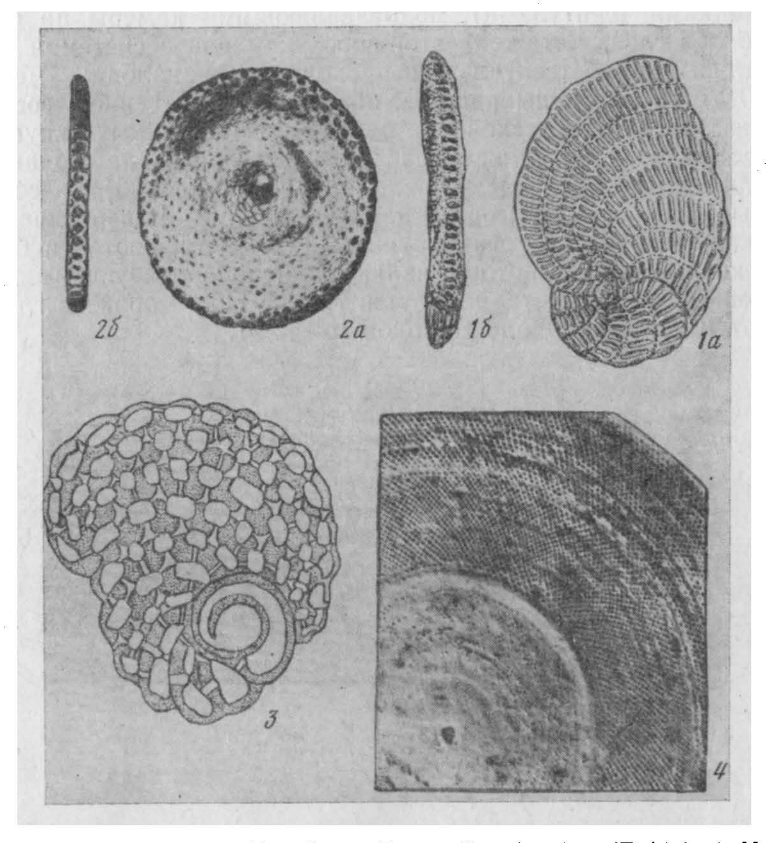


Рис. 38. Отряд Soritida: *1*(*а, б*) — Peneroplis planatus (Fichtel et Moll), типовой вид (голотип), современная форма, Средиземное море, ×45; *2*, *3* — Sorites marginalis (Lamarck), типовой вид: *2*(*а, б*) — нижний миоцен, Венесуэла, ×33, *3* — современная форма, север Тихого океана, сечение ранних стадий мегасферической формы, ×50; *4* — Orbitolites complanata Lamarck, типовой вид, средний эоцен (лютет), Франция, часть боковой стороны, показывающая циклическое строение раковины и многочисленные камерки, ×10

раковины единичное, у продвинутых форм множественное, в виде многочисленных отверстий, простое, может варьировать по положению. Поздний триас — современные. Более 40 родов (рис. 38).

Отряд Alveolinida Mikhalevich, 1980. Альвеолиниды

Раковина свободная, многокамерная, обычно крупная (до 8—10 см), от шарообразной до веретеновидной, спирально-плоскостная, инволютная, пролокулус с флексостилем, за которым, по крайней мере у микросферических форм, следуют ранние обороты с правильно-клубковидным навиванием. Стенка с внутренними вторичными радиальными и горизонтальными перегородками (септулами), подразделяющими камеры на один или более слоев (этажей) вторичных камерок с системой пресептальных и постсептальных проходов («каналов») между ними. Устье раковины простое, обычно множественное, состоящее из одного или нескольких рядов многочисленных округлых отверстий, изредка сливающихся в щель; иногда наблюдаются дополнительные шовные устья. Мел (поздний альб) — современные. Ископаемые формы найдены только в неритических осадках, раковины многих крупных форм встречаются в больших количествах и потому являются породообразующими; современные представители живут в тропических морях на глубинах от 10 до 80 м. Около 15 родов (рис. 39).

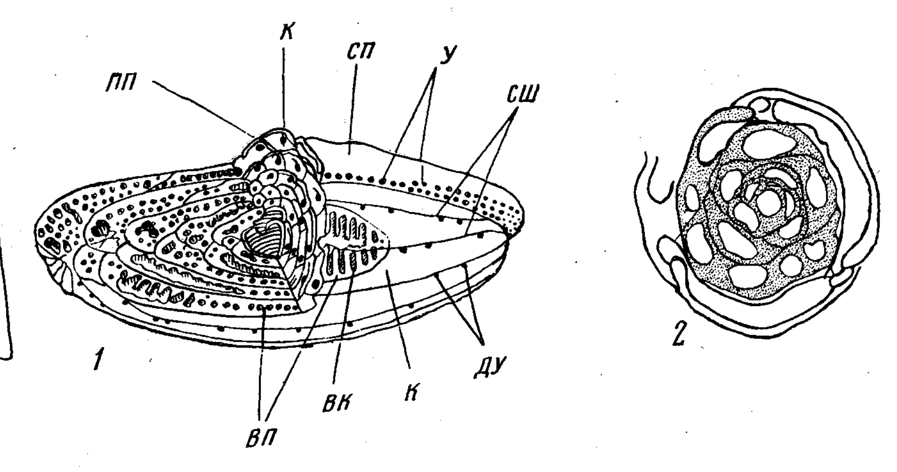


Рис. 39. Отряд Alveolinida: *1* — схема строения раковины Praealveolina cretacea (d'Archiac) с частично вскрытыми внутренними полостями в осевом и экваториальном сечениях; *к* — камеры, *сш* — септальные швы, *сп* — септальная поверхность, *у* — устье, *ду* — дополнительные устья, *вп* — вторичные перегородки, *вк* — вторичные камерки, *пп* — предсептальный проход («канал»); *2* — Alveolina primaeva Ludwigi, экваториальное сечение начального отдела раковины, видно правильно клубковидное навивание первых оборотов, ×77

Подкласс Spirillinata Maslakova, 1990. Спириллинаты

Бентосные морские фораминиферы с секреционной известковой двух- или многокамерной спирально свернутой раковиной. Стенка из высокомагнезиального кальцита, стекловатая, пористая (поры с ситовидными пластинками), однослойная, микроструктура монокристаллическая, представляющая собой такую структуру, в которой отдельные кристаллы неразличимы, *А* — оси ориентированы вдоль оси завивания раковины, *С* — оси параллельны ее боковым сторонам. Репродуктивный жизненный цикл пластогамный, гаметы амебоидные. Формы гетерокариотные. В отличие от подавляющего большинства фораминифер гамонты характеризуются маленькой начальной камерой и раковиной, а агамонты (шизонты) имеют большую начальную камеру и раковину при обратном соотношении у других фораминифер. Триас? — юра — современные. Включает один отряд Spirillinida.

Отряд Spirillinida Hohenegger et Piller, 1975. Спириллиниды

Раковина свободная, у простых форм двухкамерная, состоящая из пролокулуса и второй длинной трубчатой камеры, свернутой в плоскую или коническую, иногда винтовую спираль, у продвинутых форм спирально-коническая раковина на поздней стадии септирована с образованием двух камер в обороте или становится полностью многокамерной. Стенка простая, у продвинутых форм — с вторичными радиальными перегородками. Устье единичное, простое, у двухкамерных форм на конце трубчатой камеры, у многокамерных — на пупочной стороне. Триас? — юра — современные. Более 20 родов (рис. 40).

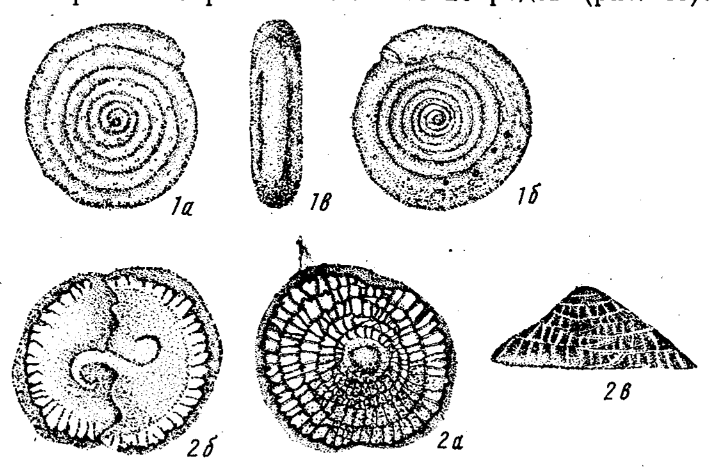


Рис. 40. Отряд Spirillinida: *1(а—в)* — Spirillina vivipara Ehrenberg, типовой вид (неотип), современная форма, Флорида, ×150; *2(а—в)* — Patellina corrugata Williamson, типовой вид (голотип), современная микросферическая форма, Канада, ×100

Подкласс Lagenata Maslakova, 1990. Лагенаты

Обособленная недостаточно изученная группа морских бентосных, преимущественно свободных, реже прикрепленных фораминифер с секреционной известковой (кальцитовой) раковиной. Формы многокамерные: однорядные, спирально-плоскостные или спирально-винтовые, часто гетероморфные, иногда вторично-однокамерные.

Стенка раковины гиалиновая (стекловатая), тонкопористая, простая; септа однослойная (моноламеллярная); наружная стенка с вторичным утолщением различного типа или без него. Микроструктура стенки раковины призматическая, состоящая из призм кальцита, ориентированных *С*-осями перпендикулярно к стенке раковины (оптически радиальная микроструктура); биокристаллы кальцита образуются на месте будущей стенки в результате биоминерализации первичной органической мембраны (матрицирующий тип биоминерализации), рост кристаллов односторонний, предполагается, что кристаллические единицы обволакиваются органической мембраной (многие детали микроструктуры стенки не вполне ясны). Устье раковины преимущественно единичное, обычно лучистое (характерное для лагенат), простое или сложное (с устьевой дудкой или камеркой), очень редко множественное (ситовидное), по положению терминальное или периферическое, характерное для лагенат.

Поверхность раковины гладкая или скульптированная. Данные о жизненных циклах и ядерном аппарате пока отсутствуют. Гамонты и агамонты (шизонты) могут различаться по раковине. Пермь — современные. Два отряда Lagenida, Polymorphinida.

Отряд Lagenida Lankester, 1885. Лагениды

Раковина свободная, многокамерная; однорядная, спирально-плоскостная, иногда вторично-однокамерная; формы мономорфные или гетероморфные (на ранней стадии спирально-плоскостные, на поздней — однорядные, как исключение спирально-конические). Стенка раковины кальцитовая, тонкопористая, простая. Септа однослойная (моноламеллярная), наружная стенка с вторичным утолщением различного типа или без него; микроструктура радиальная, поверхность гладкая или скульптирована ребрами, шипами, бугорками, ячеями. Устье единичное, своеобразное, характерное для лагенид, лучистое, реже округлое, овальное или щелевидное, простое, может быть сложное (с устьевой камеркой), очень редко множественное (ситовидное), по положению терминальное или периферическое. Средний карбон — современные. Появившись в среднем карбоне, лагениды получили наибольшее развитие и распространение в юрское и раннемеловое время; довольно широко

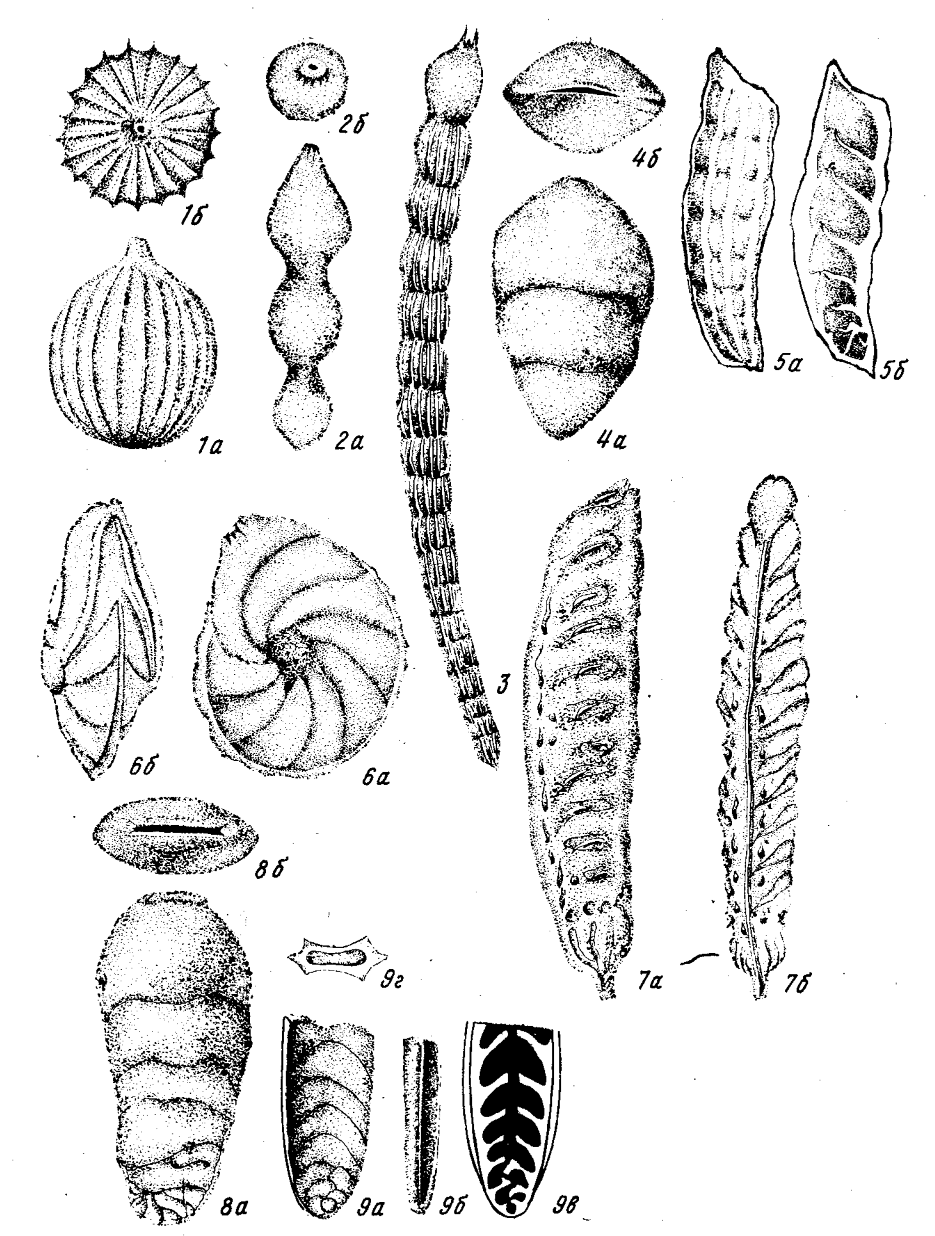


Рис. 41. Отряд Lagenida: *1*(*а*, *б*) — Lagena sulcata (Walker et Jakob), типовой вид, современная форма, Тихий океан, ×80; *2*(*а*, *б*) — Nodosaria radicula (Linne), типовой вид (голотип), верхний плиоцен, Италия, ×40; *3* — Dentalina cuvieri d'Orbigny, типовой вид, современная форма, Мексиканский залив, ×22; *4*(*а*, *б*) — Lingulina carinata d'Orbigny, типовой вид (голотип), современная форма, Карибское море, ×15; *5*(*а*, *б*) — Marginulina raphanus d'Orbigny, типовой вид (голотип), плиоцен, Италия, ×60; *6*(*а*, *б*) — Lenticulina rotulata (Lamarck), типовой вид (голотип), верхний мел (сенон), Франция, ×30; *7*(*а*, *б*) — Vaginulina legumen (Linne), типовой вид, современная форма, Адриатическое море, ×15; *8*(*а*, *б*) — Lingulinopsis carlofortensis Bornemann, современная форма, Тихий океан, ×20; *9*(*а*—*г*) — Plectofrondicularia concava Liebus, типовой вид (голотип), эоцен, ФРГ, ×44

были распространены в позднемеловое и палеогеновое время; современные представители лагенид обитают на разных глубинах Мирового океана, от неритовой области до батиальной. Более 80 родов (рис. 41).

Отряд Polymorphinida Wedekind, 1937. Полиморфиниды

Раковина свободная, реже прикрепленная, многокамерная, у свободноживущих форм спирально-винтовая, у прикрепленных состоит из камер, соединенных в неправильные ряды. Стенка раковины кальцитовая, тонкопористая, простая. Септа однослойная (моноламеллярная); наружная стенка с вторичным утолщением или без него; микроструктура радиальная; поверхность гладкая, реже скульптирована бугорками или шипами. Устье единичное округлое, лучистое или щелевидное, иногда множественное — в виде устьевых трубочек на поверхности раковин, может быть сложное (с устьевой дудкой или камеркой), по положению терминальное или ареальное. Поздняя пермь — современные. Более 20 родов (рис. 42).

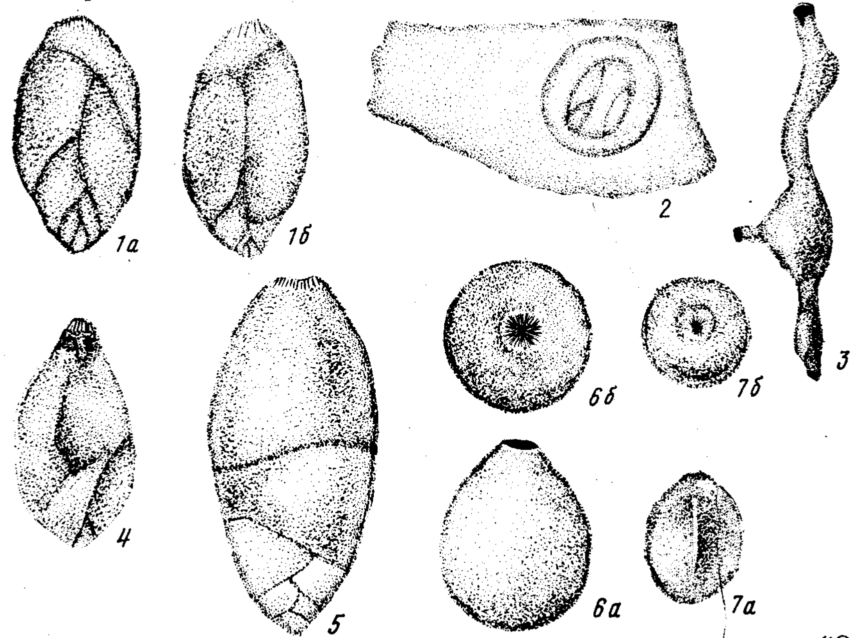


Рис. 42. Отряд Polymorphinida: *1*(*а*, *б*) — Polymorphina burdigalensis d'Orbigny, типовой вид, миоцен (бурдигал), Франция, ×49; *2* — Webbinella hemisphaerica (Jones, Parker et Brady), типовой вид (прикрепленный), плиоцен, Англия, ×48; *3* — Ramulina laevis Jones, типовой вид, верхний мел, Ирландия, ×17; *4*, *5* — Glandulina laevigata (d'Orbigny), типовой вид, современная форма: *4* — Канада (видна устьевая трубка), *5* — Гренландия, ×49; *6*(*а*, *б*) — Oolina laevigata d'Orbigny, типовой вид (голотип), современная форма, Фолклендские острова (Атлантика), ×58; *7*(*а*, *б*) — O. lineata (Williamson), современная форма (видна устьевая трубка), Аляска, ×75

Подкласс включает обширную группу преимущественно морских бентосных, большей частью свободных, реже прикрепленных фораминифер с секреционной известковой (преимущественно кальцитовой, реже арагонитовой) раковиной. Формы многокамерные, спирально свернутые (спирально-конические, спирально-плоскостные и спирально-винтовые). Стенка раковины гиалиновая, пористая; обычно простая, у продвинутых форм с вторичными перегородками; поры регулярные в виде оформленных поровых канальцев различной частоты, размера и даже формы, у многих форм с поперечными органическими ситовидными пластинками; септа однослойная, двухслойная или с септальным клапаном (вторично-двухслойная, именуемая роталоидной). Наружная стенка с вторичным утолщением различного типа; продвинутые и специализированные формы (с роталоидной септой) имеют каналовую систему различной сложности. Микроструктура стенки раковины призматическая, состоящая из призм кальцита или арагонита, ориентированных *С*-осями перпендикулярно к стенке раковины (оптически радиальная микроструктура) или наклонно под углом 45° (оптически зернистая микроструктура); иногда наблюдаются промежуточный или составной типы; биокристаллы кальцита или арагонита у роталиат образуются на месте будущей стенки в результате биоминерализации первичной органической мембраны (матрицирующий тип биоминерализации), рост кристаллов односторонний или двухсторонний, кристаллические единицы обволакиваются органической мембраной. Устье раковины единичное или множественное, с широким развитием дополнительных устьев различного строения и положения, простое или сложное (с внутренними устьевыми пластинками, желобками или дудками, нередко соединяющимися со стенкой камер или между последовательными камерами). Поверхность раковин гладкая или скульптированная.

Репродуктивный жизненный цикл в основном двух типов: без образования агрегатов (сизигиев) гамонтов или с агрегацией гамонтов (пластогамный тип); у некоторых форм автогамный жизненный цикл. При половом размножении образуются двух- и трехжгутиковые гаметы, у некоторых редких форм гаметы вторично-амебоидные. Формы гетерокариотные, т. е. обладают ядерным дуализмом, при котором ядра дифференцированы на генеративные и вегетативные (соматические). Гамонты и агамонты (шизонты) могут различаться по раковине: часто агамонты больше гамонтов и отличаются размером начальной камеры; у некоторых форм нет морфологической дифференциации между гамонтами и агамонтами.

Средний триас — современные. Четыре отряда: Rotaliida, Orbitoidida, Nummulitida, Buliminida.

6 Зак. 324

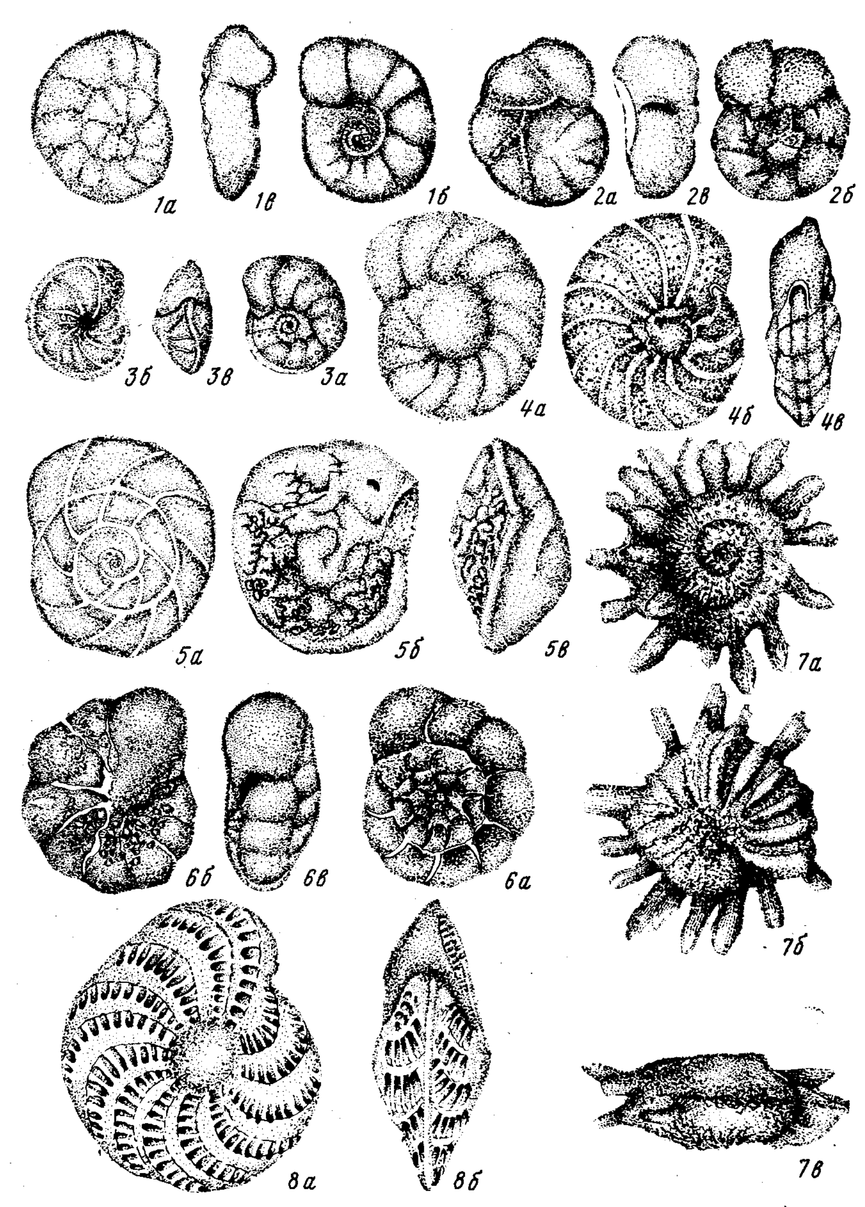


Рис. 43. Отряд Rotaliida: *1(а—в)* — Gavelinella pertusa (Marsson), типовой вид, верхний мел (маастрихт), ФРГ (о. Рюген), ×72; *2(а—в)* — Pseudogavelinella clementiana d'Orbigny, типовой вид, верхний мел (верхний кампан), Франция, ×74; *3(а—в)* — Cibicidoides eriksdalensis Brotzen, типовой вид, верхний мел (верхний сантон), Украина, ×60; *4(а—в)* — Brotzenella monterelensis Marie, типовой вид, верхний мел (кампан), Прикаспийская впадина, ×50; *5(а—в)* — Rotalia trochidiformis (Lamarck), типовой вид, средний эоцен (лютет), Франция, ×31; *6(а—в)* — Ammonia beccarii (Linne), типовой вид, современная форма, Черное море, ×33; *7(а—*

Отряд Rotaliida Lankester, 1885. Роталииды

Раковина преимущественно свободная, реже прикрепленная, многокамерная, обычно спирально-коническая, иногда спирально-плоскостная, редко спирально-винтовая, на поздней стадии может быть развернутая до одно- или двухрядной, у некоторых прикрепленных форм наблюдается неправильный рост камер, иногда сменяющийся в конце роста кольцевым навиванием. Стенка раковины кальцитовая или арагонитовая, пористая, простая; септа одно- или двухслойная, у продвинутых форм, имеющих каналовую систему, вторично-двухслойная (с септальным клапаном), наружная стенка с вторичным утолщением различного типа, иногда без него; микроструктура радиальная или зернистая, у некоторых форм промежуточного типа. Устье единичное, простое или с внутренними различно расположенными устьевыми пластинками, подразделяющими камеры на две неравные части, по положению внутрикраевое, пупочное, пупочно-внутрикраевое, экваториальное, ареальное, периферическое, может быть множественное, с дополнительными шовными или периферическими отверстиями, может состоять из группы пор. Поверхность раковины гладкая или скульптированная. Средний триас — современные. Более 150 родов (рис. 43, 44).

Отряд Nummulitida Lankester, 1885. Нуммулитиды

Раковина свободная, крупная (от нескольких миллиметров до 10—16 см в диаметре), дисковидная, чечевицеобразная или шаровидная, многокамерная, спирально-плоскостная, инволютная, полуинволютная или эволютная; на ранней стадии роста у некоторых форм слабо выражено спирально-коническое навивание; хорошо выражен диморфизм: микросферические раковины отличаются от мегасферических большими размерами раковины и числом оборотов, а также меньшим диаметром начальной камеры. Стенка раковины кальцитовая, пористая, обычно простая, у продвинутых форм с вторичными перегородками, подразделяющими камеры на многочисленные камерки; септа вторично-двухслойная (с септальным клапаном), наружная стенка вторично-многослойная, микроструктура радиальная; для всех нуммулитид характерно наличие внутри раковины сложной системы каналов и дополнительных внутренних скелетных образований в виде столбиков, пронизывающих ра-

---

в) — Calcarina spengleri (Gmelin), типовой вид, современная форма, Тихий океан (Адмиралтейский остров), ×30; *8(а, б)* — Elphidium macellum (Fichtel et Mool), типовой вид, современная форма, Италия, ×68

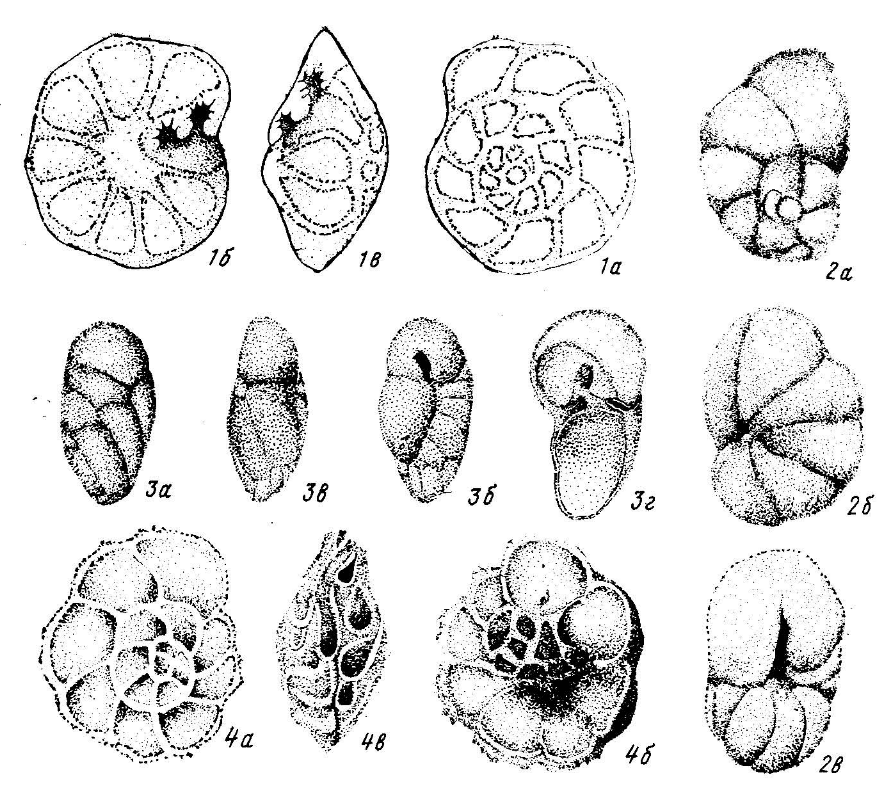


Рис. 44. Отряд Rotaliida (продолжение): *1(а—в)* — Duostomina biconvexa Kristan—Tollmann, типовой вид (голотип), средний триас, Австрия, ×125; *2(а—в)* — Ceratobulimina contraria (Reuss), типовой вид (топотип), средний олигоцен, Германия, ×90; *3(а—г)* — Robertina arctica d'Orbigny, типовой вид, современная форма, Шпицберген, *3(а—в)* — ×55; *3г* — внутреннее строение последней камеры, ×105; *4(а—в)* — Epistomina regularis Terquem, типовой вид, средняя юра, Австрия, ×72

ковину и заканчивающихся у многих форм на поверхности гранулами. Поверхность раковины гладкая или гранулированная. Устье единичное, простое, расположенное в виде щели в основании септальной поверхности последней камеры. Поздний мел (поздний маастрихт) — современные. Нуммулитиды появились в позднемаастрихтское время, получили широкое развитие в теплых морях эоценового времени, последние представители их дожили до наших дней; вели малоподвижный образ жизни, обитали среди водорослей на различных грунтах мелководных участков моря с нормальной соленостью, предпочитая органогенно-детритовые и песчаные грунты. В ископаемом состоянии скопление раковин нуммулитид образует нуммулитовые известняки, используемые с древних времен в качестве строительного камня (например, египетские пирамиды). Более 15 родов (рис. 45).

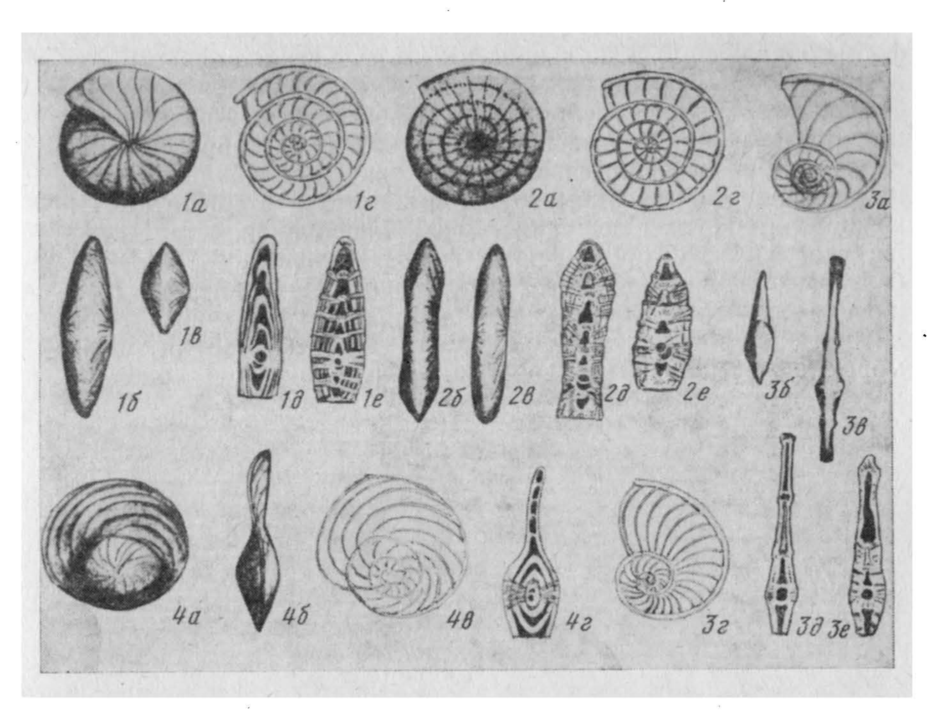


Рис. 45. Отряд Nummulitida: *1(а—е)* — Nummulites (*а, б, в* — внешний вид, *г* — экваториальное сечение, *д, е* — осевое сечение); *2(а—е)* — Assilina (*а, б, в* — внешний вид, *г* — экваториальное сечение, *д, е* — осевое сечение); *3(а—е)* — Operculina (*а, б, в* — внешний вид, *г* — экваториальное сечение, *д, е* — осевое сечение); *4(а—г)* — Operculinella (*а, б* — внешний вид, *в* — экваториальное сечение, *г* — осевое сечение)

Отряд Orbitoidida Bashckirov et Antonischin, 1974. Орбитоидиды

Вымершая группа фораминифер, имеющих свободную крупную (от нескольких миллиметров до 10—12 мм в диаметре) дисковидную, линзовидную, звездчатую или седловидно-изогнутую раковину, многокамерную, сложно устроенную, с циклическим расположением камер; на ранней (эмбриональной) стадии роста раковина состоит из нескольких камер, образующих плоскую спираль (у микросферических форм), или из двух камер, из которых вторая имеет различные формы (у мегасферических форм), далее следуют многочисленные концентрически расположенные околоэмбриональные, экваториальные и боковые камеры юношеской и взрослой стадий. Стенка раковины кальцитовая, пористая, с вторичными перегородками, образующими многочисленные камерки; сообщение камер между собой и с внешней средой происходило с помощью пор и столонов (трубчатых отверстий) в стенках камер; септа первично-двухслойная (биламеллярная), у специализированных

форм, обладающих канальной системой, первично-однослойная, вторично-двухслойная (с септальным клапаном); наружная стенка вторично-многослойная, микроструктура радиальная; имеются дополнительные внутренние скелетные образования в виде столбиков, пронизывающих стенку и заканчивающихся на поверхности раковины гранулами. Устье отсутствует. Поверхность раковины может быть гранулированная, сетчатая, реже гладкая, некоторые формы имеют скульптуру в виде ребер, расходящихся от центра раковины. Поздний мел (кампан) — миоцен. Орбитоидиды вели малоподвижный образ жизни в придонном слое воды, обитали в сублиторали теплых морей с нормальной соленостью. Более 30 родов (рис. 46).

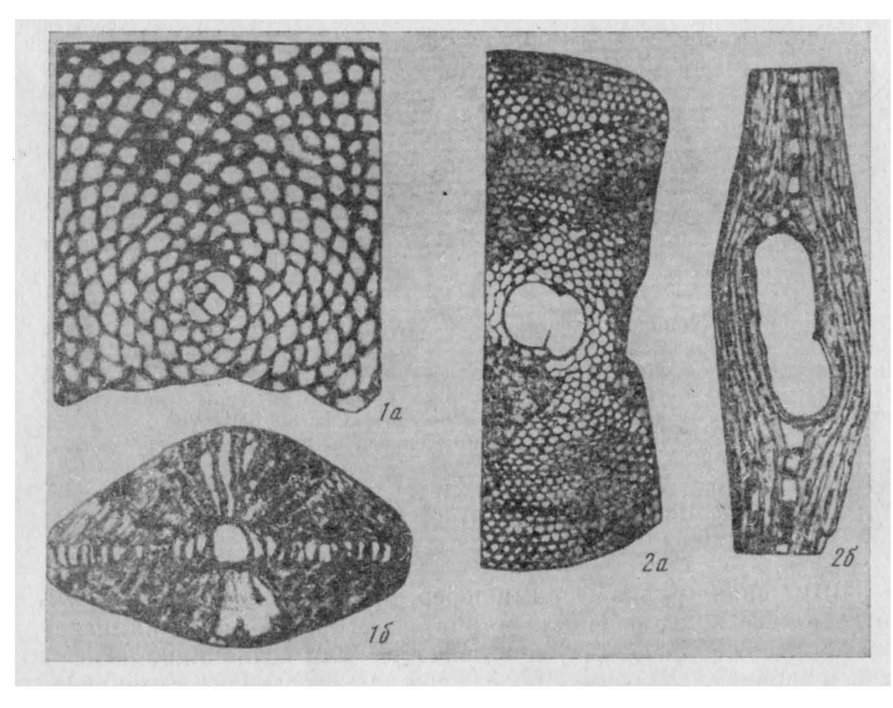


Рис. 46. Отряд Orbitoidida: *1*(*а*, *б*) — Orbitoides faujasii (Defrance), типовой вид, верхний мел, Франция (*а* — экваториальное сечение, ×40; *б* — осевое сечение, ×20); *2*(*а*, *б*) — Lepidocyclina mantelli (Morton), типовой вид, олигоцен, США, Флорида (*а* — экваториальное сечение, ×20; *б* — осевое сечение, ×40)

Отряд Buliminida Furssenko, 1958. Булиминиды

Раковина свободная, многокамерная, спирально-винтовая с двумя—четырьмя камерами в обороте, реже более, мономорфная или гетероморфная (биоморфная, триморфная), обычно с уменьшающимся числом камер в обороте, иногда до одной; как исключение известны полностью однорядные раковины; другая группа форм, относящаяся к отряду, обладает двухрядной спирально-плоскостной инволютной раковиной, иногда развернутой на поздней стадии роста и даже в одном случае спирально-конической. Стенка раковины кальцитовая, тонкопористая, простая; септа первично-двухслойная (биламеллярная), реже однослойная (моноламеллярная), наружная стенка вторично-многослойная; микроструктура радиальная или зерни-

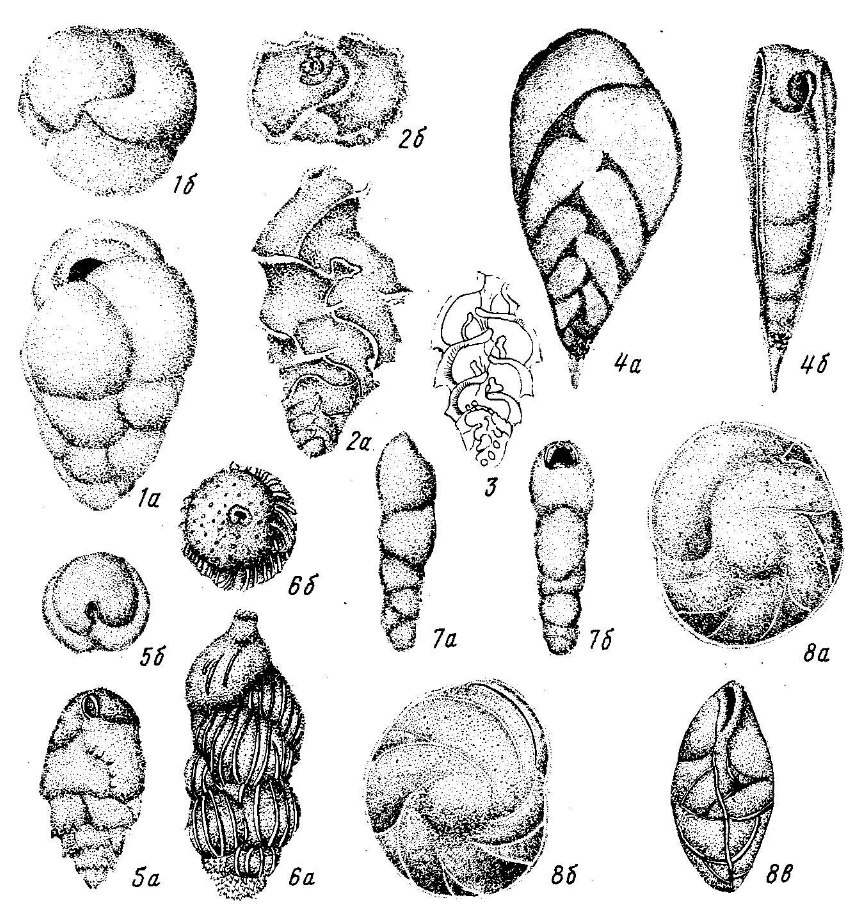


Рис. 47. Отряд Buliminida: *1*(*а*, *б*) — Turrilina pupoides (Nyiro), верхний олигоцен, Франция, ×115; *2*, *3* — Eouvigerina americana Cushman, типовой вид (голотип), верхний мел (кампан), США (Техас): *2*(*а*, *б*) — внешний вид, ×162; *3* — сечение, показывающее устьевые пластинки, ×106; *4*(*а*, *б*) — Bolivinita quadrilatera (Schwager), типовой вид, современная форма, Филиппины, ×65; *5*(*а*, *б*) — Bulimina marginata d'Orbigny, типовой вид, современная форма, Италия, ×50; *6*(*а*, *б*) — Uvigerina pygmea d'Orbigny, типовой вид, плиоцен, Италия, ×94; *7*(*а*, *б*) — Pleurostomella subnodosa (Reuss), типовой вид, верхний мел (кампан), ФРГ, ×48; *8*(*а—в*) — Cassidulina laevigata d'Orbigny, типовой вид, современная форма, Италия, ×78

стая; поверхность гладкая или скульптирована различными ребрами или шипами. Устье обычно единичное, преимущественно сложное, с внутренней устьевой пластинкой в форме желобка или трубки (система устьевых пластинок, попарно соединяющих смежные камеры, образует так называемый устьевой аппарат), реже устье простое (без устьевой пластинки), единичное, иногда множественное в виде ряда пор или ситовидное, реже с дополнительными отверстиями на септальных швах; форма устья обычно петлевидная, реже щелевидная или арковидная, иногда округлая, устье расположено на шейке. Юра — современные. Более 100 родов (рис. 47).

Подкласс Globigerinata Mikhalevich, 1980. Глобигеринаты

Морские планктонные фораминиферы с секреционной известковой (преимущественно кальцитовой, реже арагонитовой) раковиной. Формы многокамерные спирально-конические, спирально-плоскостные или спирально-винтовые; у некоторых современных форм на поздней стадии роста спирально-коническая раковина может стать однокамерной. Стенка раковины гиалиновая, пористая (поры с поперечными органическими ситовидными пластинками, иногда слабо обызвествленными), простая (без внутренних скелетных образований); септа обычно первично-двухслойная, наружная стенка с вторичным утолщением различного типа, иногда без него. Микроструктура стенки раковины призматическая, состоящая преимущественно из призм кальцита (иногда арагонита), ориентированных *C*-осями перпендикулярно к стенке раковины (оптически радиальная микроструктура); биокристаллы образуются как у роталиат, на месте будущей стенки в результате биоминерализации первичной органической мембраны (матрицирующий тип биоминерализации), рост кристаллов двусторонний, кристаллические единицы обволакиваются органической мембраной. Устье раковины единичное или множественное (у некоторых форм развиваются дополнительные устья), простое (без внутренних устьевых структур). Поверхность раковины обычно скульптированная, иногда гладкая, у некоторых современных хорошо адаптированных форм имеются длинные кальцитовые иглы, врастающие в псевдоподии; они образуют скелет, на котором закреплены расходящиеся радиально неанастомозирующие псевдоподии; наружный слой цитоплазмы (эктоплазма) у таких форм широкий, пенистый, растянутый на иглах; во внутреннем менее широком слое цитоплазмы (эндоплазма) помимо клеточных органелл, свойственных бентосным фораминиферам, имеются такие структуры, как везикулярный ретикулюм, связанный, по-видимому, с планктонным образом жизни фораминифер (он котролирует плавучесть организма с помощью ионного обмена и замещения тяжелых ионов легкими), и криптосомы, роль которых пока не установлена. Репродуктивные жиз-

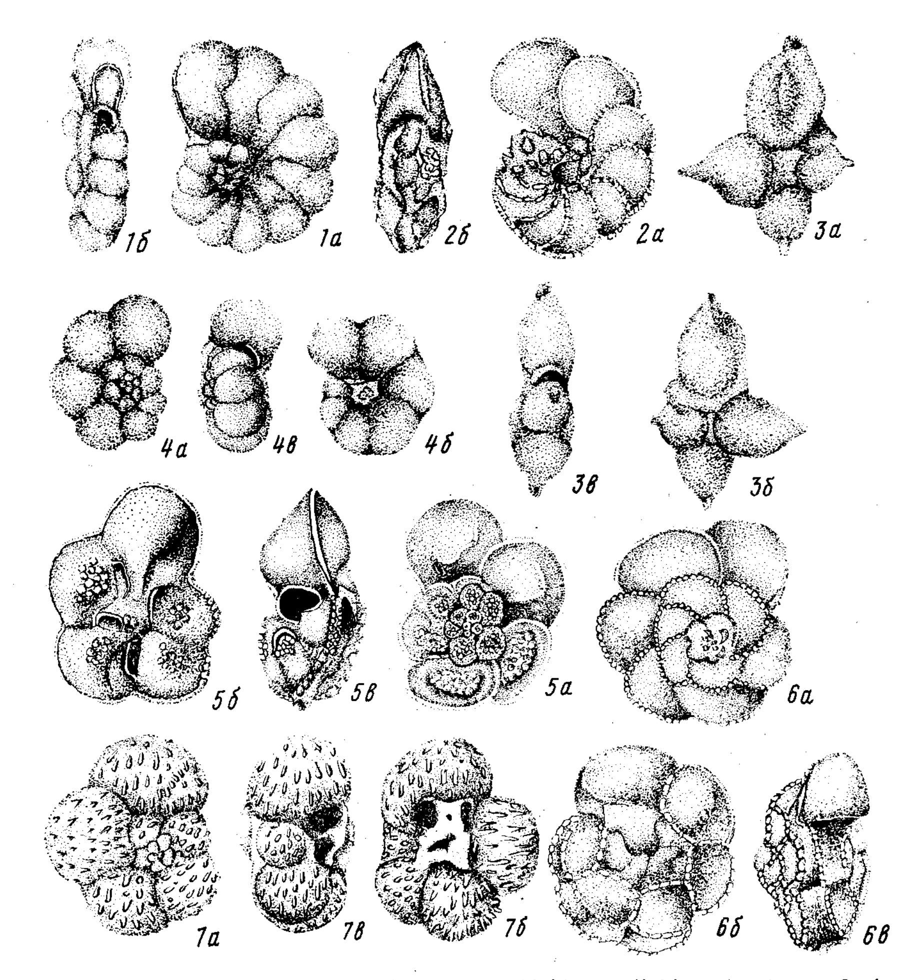


Рис. 48. Отряд Globigerinida: *1*(*а*, *б*) — Globigerinelloides algerianus Cushman et Ten Dam, типовой вид, нижний мел (апт), Алжир, ×56; *2*(*а*, *б*) — Planomalina buxtorfi (Gandolfi), типовой вид, нижний мел (альб), США (Техас), ×84; *3*(*а*—*в*) — Schackoina cenomana (Schacko), типовой вид, верхний мел (сеноман), ФРГ, ×195; *4*(*а*—*в*) — Hedbergella trocoidea (Gandolfi), типовой вид, верхний мел (сеноман), Атлантический океан, ×75; *5*(*а*—*в*) — Rotalipora cushmani (Morrow), типовой вид (топотип), верхний мел (сеноман), США (Канзас), ×63; *6*(*а*—*в*) — Globotruncana arca (Cushman), типовой вид, верхний мел (нижний маастрихт), США (Техас), ×70; *7*(*а*—в) — Rugoglobigerina rugosa (Plummer), типовой вид, верхний мел (маастрихт), США (Техас), ×90

ненные циклы плохо изучены; у некоторых современных форм размножение протекает без образования агрегатов (сизигиев) гамонтов. При половом размножении образуются только двухжгутиковые гаметы, у некоторых представителей оно сопровождается образованием толстого поверхностного слоя (краст).

Формы гетерокариотные (обладают ядерным дуализмом). Между гамонтами и агамонтами (шизонтами) нет существенных различий по раковине.

Средняя юра — современные. Два отряда: Globigerinida, Heterohelicida.

Отряд Globigerinida Lankester, 1885. Глобигериниды

Раковина многокамерная спирально-коническая или спирально-плоскостная, у некоторых форм на поздней стадии роста может быть однокамерной или с двухрядным расположением камер, среди наиболее древних представителей встречаются формы с неправильным спирально-коническим и даже спирально-винтовым типом строения раковины; камеры сферические, субсферические, радиально вытянутые, иногда с шипами или в различной степени уплощенные, часто с килеватым периферическим краем; поверхность камер гладкая, бугорчатая, ячеистая, шиповатая, с радиальными ребрами или длинными поддерживающими пенистую эктоплазму иглами. Стенка раковины преимущественно кальцитовая, у некоторых древних форм арагонитовая; септа преимущественно двухслойная, у некоторых форм с вторичным дополнительным слоем, наружная стенка с вторичным утолщением различного типа или без него; у ряда форм во время гаметогенеза может развиваться поверхностный толстый слой (краст). Устье простое, единичное или множественное с широким развитием дополнительных устьев; единичное устье и главное (в случае множественного устья) по положению могут быть внутрикраевыми, пупочными, пупочно-внутрикраевыми, пупочно-спиральными или экваториальными; дополнительные устья — шовные, внутрипупочные, надпупочные, ареальные; у некоторых форм множественное устье в виде многочисленных крупных пор или ситовидное. Средняя юра — современные. Современные формы особенно широко распространены в тропических и субтропических бассейнах. Не менее 70 родов (рис. 48, 49).

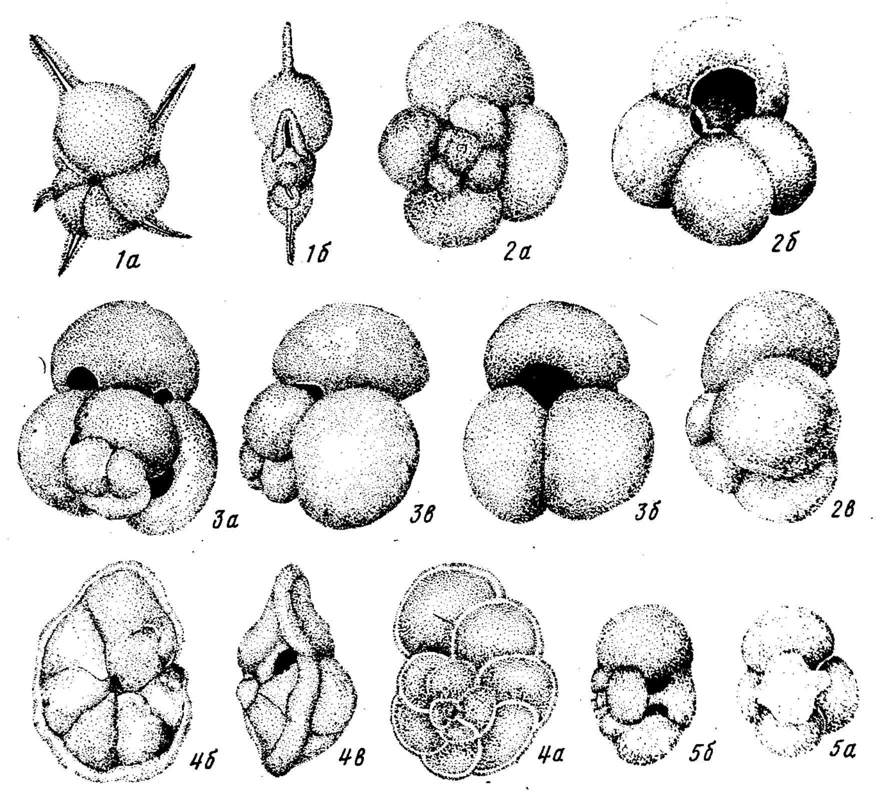


Рис. 49. Отряд Globigerinida (продолжение): *1*(*а*, *б*) — Hantkenina alabamensis Cushman, типовой вид, верхний эоцен, США (Алабама), ×27; *2*(*а*—*в*) — Globigerina bulloides d'Orbigny, типовой вид (гипотип), современная форма, Адриатическое море (Италия), ×87; *3*(*а*—*в*) — Globigerinoides ruber (d'Orbigny), типовой вид (гипотип), современная форма, Карибское море, ×73; *4*(*а*—*в*) — Globorotalia tumida (Brady), типовой вид, современная форма, Тихий океан, ×44; *5*(*а*, *б*) — Catapsydrax dissimilis (Cushman et Bermudez), типовой вид (гипотип), олигоцен, Тринидад, ×46

Отряд Heterohelicida Furssenko, 1958. Гетерогелициды

Вымершая группа многокамерных фораминифер. Раковина их спирально-винтовая двух-, трех-, реже четырехрядная, на ранних стадиях у некоторых форм спирально-плоскостная, на поздней — однорядная или многорядная; камеры сферические или субсферические; поверхность камер гладкая, мелкошиповатая или с продольной ребристостью. Стенка раковины кальцитовая; септа только двухслойная, наружная стенка вторично-многослойная. Устье обычно единичное, в основании последней камеры, у форм с однорядным отделом, терминальное, иногда множественное (имеются дополнительные отверстия вдоль швов между двумя соседними камерами или в основании одной или нескольких последних камер). Апт — олигоцен. Наиболее распространены в позднем мелу. Не более 20 родов (рис. 50).

ЭКОЛОГИЯ И УСЛОВИЯ ЗАХОРОНЕНИЯ

Фораминиферы являются преимущественно морскими организмами, но кроме типично морских бассейнов некоторые их представители заселяют солоновато-водные, даже иногда пресные водоемы. Так, известны находки фораминифер в солоновато-водных и пресных бассейнах Сахары, ряд видов заходит на различное расстояние в эстуарии рек. Некоторые формы сохранились в виде реликтов в водоемах, отделившихся от моря и сильно опресненных (оз. Эльтон). Известны находки фо-

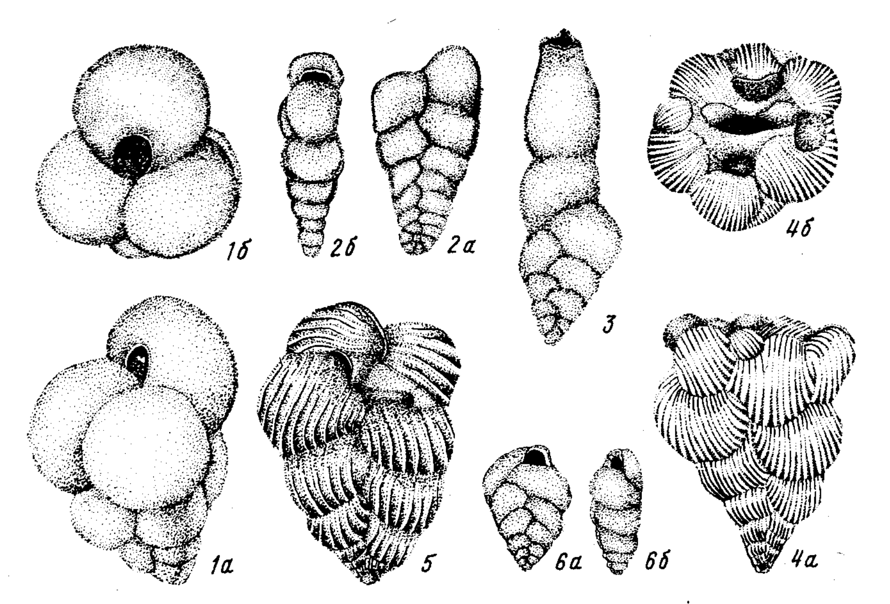


Рис. 50. Отряд Heterohelicida: *1(а, б)* — Guembelitria cretacea Cushman, типовой вид (голотип), верхний мел, США (Техас), ×312; *2(а, б)* — Heterohelix americana (Ehenberg), типовой вид (голотип), верхний мел (нижний маастрихт), США (Техас), ×146; *3* — Bifarina nodosaria White, палеоцен, США (Арканзас), ×224; *4(а, б)* — Racemiguembelina fructicosa (Egger), типовой вид, верхний мел (верхний сенон), США (Техас), ×116; *5* — Pseudoguembelina excolata (Cushman), типовой вид (гипотип), верхний мел (маастрихт), США (Техас), ×116; *6(а, б)* — Chiloguembelina midwayensis (Cushman), типовой вид, палеоцен, США (Техас), ×97

раминифер в грунтовых водах и соленых колодцах Средней Азии. Предполагается, что это реликты миоценового моря, когда-то заходившего на территорию теперешних Каракумов. В условиях пониженной солености раковины фораминифер тонкие, при повышенной солености — толстые. Для фораминифер, живущих в условиях значительного опреснения, характерна утрата извести вплоть до образования чисто органической раковины.

Существуют две бинономические группы фораминифер: бентосная и планктонная. Бентосные фораминиферы наиболее многочисленны — около 3500 современных и ископаемых родов; они живут на дне бассейна и распространены во всех зонах моря, начиная от супралиторали, где встречены в морских лужах и лагунах, и кончая максимальными глубинами абиссали. Бентосные фораминиферы в большинстве случаев являются свободноживущими формами и относятся к подвижному бентосу. С помощью псевдоподий они передвигаются по дну или водорослям или свободно лежат на дне и перекатываются токами воды. Живут они как на поверхности субстрата, на гравийном и песчаном дне или мягких илах, так и в верхнем слое

осадка: некоторые формы существуют в слое 2—9 см и редко могут проникать в толщу жидкого осадка до 16 см. От характера грунта зависит тип псевдоподий. Прямые жесткие псевдоподии позволяют фораминиферам заякориваться в мягком грунте, удерживая равновесие в вертикальном положении; у форм, лежащих и ползающих по твердому субстрату, псевдоподии более мягкие и слабые.

Значительно меньшая группа бентосных фораминифер относится к прикрепленному бентосу. Прикрепление может осуществляться как органическим, так и минеральным цементом (преимущественно карбонатным). В первом случае после смерти организма и разложения органического цемента раковины фораминифер отделяются от субстрата и в ископаемом состоянии встречаются в свободном виде. О их прижизненном прикреплении можно судить лишь по наличию сильно уплощенной или искривленной прикреплявшейся стороны раковины. В случае минерального цемента раковины и в ископаемом состоянии остаются прикрепленными к различным объектам — крупным частицам осадка, гальке, раковинам других фораминифер, скелетам организмов (моллюски, кораллы, иглы морских ежей). Некоторые виды поселяются в трубках полихет или в раковинах фораминифер. Немногочисленные формы являются паразитами фораминифер.

Бентосные фораминиферы являются более древней группой, они появились в кембрии или докембрии.

Вторая бинономическая группа — планктонная — представлена сравнительно небольшим числом родов и видов (около 130 современных и ископаемых родов). Представители ее обитают в пелагиали. В результате наблюдений, проводимых над современными планктонными фораминиферами, установлено, что в основном они живут на глубинах 0—300 м, причем наибольшая их концентрация фиксируется в интервале 10—50 м. Однако живые планктонные фораминиферы встречаются и на глубинах до 3000 м. Некоторые исследователи выделяют, кроме того, гемипланктонные и псевдопланктонные формы. Первые из них поднимаются к поверхности воды только на короткое время, вторые прикреплены к плавающему материалу.

Развитие морфологически и филогенетически обособленной группы фораминифер планктонного экологического типа началось в раннем мезозое. Возникновение планктонных фораминифер, по мнению американских исследователей А. Леблика и Е. Тэппен, могло быть реакцией на теплый климат и низкое содержание кислорода, растворенного в океанической воде, как следствие низкого содержания кислорода в атмосфере Земли. В связи с этим к концу перми вымерли многие группы бентосных фораминифер (в их числе фузулиниды), а одна из сохранившихся групп в раннем мезозое путем адаптивной радиации дала начало формам, занявшим пелагиаль, верхние горизонты которой лучше снабжались кислородом.

Приспособление фораминифер к планктонному образу жизни происходит путем повышения плавучести (флотации) организма, которая достигается изменениями в строении цитоплазмы и скелета, в результате чего уменьшается плотность организма и усиливается его сцепление с водой (увеличение поверхности организма). Так, в цитоплазме образуются пузырьки газа, капельки жира и капельки менее соленой воды, а следовательно, менее плотной, чем морская; на поверхности раковины формируется цитоплазменная орнаментация в виде складок, цитоплазма растягивается на шипах, увеличивая общую поверхность. У некоторых видов рода Hastigerina образуется пузыревидная органическая капсула. Плавучесть увеличивается в результате образования сферической или сильно уплощенной раковины, развития лопастного характера контура раковины, вытягивания камер, образования на поверхности пустул, килей, ребер, шипов, игл, образования крупного главного устья и дополнительных устьев, крупных пор. При этом наблюдается экономичное использование раковинного вещества в зависимости от окружающих условий. Так, у более мелководных форм стенка раковины более тонкая и более крупнопористая, у более глубоководных — стенка соответственно более толстая и более тонкопористая. Так как в холодных бассейнах плотность и вязкость воды выше, то там наблюдаются более тонкопористые раковины, а в теплых бассейнах — более легкие крупнопористые.

Соотношение количества раковин бентосных и планктонных фораминифер позволяет судить об относительной глубине бассейна — с удалением от берега и углублением количество планктонных форм возрастает.

Время жизни отдельных особей фораминифер у разных видов различно и в значительной степени зависит от окружающих условий. Существует мнение, что продолжительность жизни планктонных фораминифер меньше, чем бентосных, и составляет от двух недель до одного месяца. Среди бентосных фораминифер виды, представители которых имеют бо́льшие размеры, живут дольше, чем мелкие. Максимальная продолжительность жизни бентосных фораминифер два года.

Распространение бентосных и планктонных фораминифер в бассейнах Мирового океана контролируется рядом биотических и абиотических факторов. К биотическим факторам относятся пищевые — трофические связи, наличие хищников, паразитов и симбионтов.

По способу питания среди фораминифер наблюдаются как фильтраторы, захватывающие все мелкие пищевые частицы, взвешенные в воде (эти формы фактически являются всеядными), так и хищники, захватывающие живую добычу сетью псевдоподий, — плотоядные формы. Кроме того, есть фораминиферы, питающиеся преимущественно водорослями, — растительноядные.

Врагами фораминифер, использующими их в качестве пищи, являются многие беспозвоночные — полихеты, ракообразные, морские звезды и ежи, голотурии и другие, а также позвоночные, питающиеся планктоном. Известны случаи сверления раковин бентосных фораминифер нематодами и гастроподами, извлекающими из них цитоплазму. При этом сверлению подвергаются наиболее тонкие участки последней камеры или области пор. У агглютинирующих и планктонных фораминифер следы сверления не наблюдались.

Симбионтами фораминифер являются водоросли зооксантеллы, живущие в их цитоплазме и выделяющие кислород. Однако при неблагоприятных условиях и отсутствии пищи фораминиферы переваривают зооксантелл.

Абиотические факторы, влияющие на распространение фораминифер, следующие: температура, глубина, соленость, газовый режим, прозрачность вод, наличие турбулентных потоков и течений, наличие химических элементов в воде, количество растворенного карбоната кальция, количество органического вещества в осадке, характер донных осадков. Два последних положения касаются только бентосных фораминифер, а три первых являются наиболее важными факторами для всех фораминифер.

Исследования показали, что расселение фораминифер является зональным и зависит от природной зональности морей и океанов. Не отдельные факторы, а сумма всех факторов внешней среды определяет расселение фораминифер.

По температуре поверхностных слоев воды, которая обусловлена как климатической зональностью, так и циркуляцией вод в Мировом океане, выделяются пять температурных областей. Тропическая область (теплая) расположена между 22° с. ш. и 22° ю. ш., арктическая (холодная) — севернее 60° с. ш., антарктическая (холодная) — южнее 60° ю. ш. и две переходные: бореальная (умеренная) — между арктической и тропической и нотальная (умеренная) между антарктической и тропической областями. В некоторых участках Мирового океана, в связи с подъемом к поверхности холодных вод у континентов (апвеллинг), эти границы смещаются. Так, в Тихом океане у побережья Северной Америки границы областей смещаются к югу, а у Южной Америки — к северу. Распространение планктонных фораминифер непосредственно контролируется температурной зональностью, в связи с чем по этой группе организмов в современном Мировом океане установлены следующие зоны: арктическая и антарктическая, субарктическая и субантарктическая, две переходные, две субтропические и тропическая. Границы этих зон в значительной степени совпадают с границами температурных областей. При этом анализ географического распространения современных видов планктонных фораминифер позволил установить его биполярность. Она проявляется в поразительном подобии фораминиферовых фаун

в соответствующих парных зонах Северного и Южного полушарий (арктическая и антарктическая, субарктическая и субантарктическая, переходные и субтропические). Современные планктонные фораминиферы по месту обитания подразделены на три основные группы: группу тепловодного пояса (от 40° с. ш. до 40° ю. ш.) и две группы холодноводных поясов — к югу и северу от тепловодного. Большинство видов принадлежит тепловодному поясу. Это наводит на мысль, что здесь процессы эволюции происходили быстрее, чем в холодных водах. По количественному соотношению тепловодных и холодноводных видов планктонных фораминифер в четвертичных осадках строятся климатические кривые, отражающие изменения климата.

Биполярность в зональности современных планктонных фораминифер проявляется не только в симметричности (относительно экватора) распространения аналогичных видовых комплексов, но и в противоположном направлении навивания спиральной раковины (право- и левозавернутые) у некоторых видов, в частности у Globigerina pachyderma и Globorotalia truncatulinoides в Северной и Южной Атлантике. В распространении видовых комплексов планктонных фораминифер биполярность прослеживается начиная с раннего мела.

Влияние температуры на распространение бентосных фораминифер наиболее существенно в неритовой области, где температура вод первых 40—50 м тесно связана с сезонными климатическими колебаниями. С увеличением глубины влияние климата ослабевает. Так, в Средиземном море на глубине 500 м устанавливается постоянная температура +13, 14 °С, поэтому батиальные и абиссальные комплексы фораминифер в нем являются практически идентичными по всей территории. При температуре ниже 10 °С некоторые фораминиферы не размножаются.

Численность и систематический состав бентосных фораминифер также зависят от климатической зональности и от глубины. При оптимальных условиях численность их максимальная, при неблагоприятных систематическое разнообразие сокращается, но может сохраняться высокая численность особей отдельных видов. В полярных областях численность бентосных фораминифер, по данным Х. М. Саидовой, в 100 раз ниже, чем в тропической. При этом в высоких широтах численность резко сокращается на глубинах менее 50 и более 3000 м, а в низких широтах — только на глубинах более 4500 м.

Агглютинирующие фораминиферы обитают во всех климатических зонах моря и на всех глубинах, достигая максимальных; они больше, чем секреционные формы, приспособлены к жизни в холодных водах и на больших глубинах. Фораминиферы же с секреционной известковой раковиной распространены преимущественно до глубин, где насыщенность вод растворенным $CaCO_3$ составляет не менее 70%. Существует понятие «фораминиферовый лизоклин» — это уровень, с которого на планктонный танатоценоз значительно влияет растворение, в осадке начинают преобладать виды, раковины которых устойчивы к растворению, остальные исчезают. В различных океанах фораминиферовый лизоклин находится на разных глубинах.

Скелеты фораминифер играют большую роль в образовании осадков и пород. Они составляют значительную часть современных известковых илов, покрывающих около 50% дна Мирового океана. Известковые илы распространены в основном на возвышенных формах океанического рельефа, так как на значительных глубинах карбонат кальция растворяется и в осадках будут преобладать агглютинированные раковины фораминифер. Выделяется самостоятельный тип фораминиферового ила, в котором преобладают раковины планктонных фораминифер (например, глобигериновый ил) или бентосных (милиолиновый ил).

При осаждении раковин планктонных фораминифер часть их растворяется, не достигнув дна. Растворение начинается с глубин примерно 3700 м, при этом происходит распад раковин на отдельные камеры, фрагменты камер, кристаллиты. На больших глубинах идет не только уменьшение числа раковин в осадке из-за их растворения, но и меняется состав комплексов, что связано с неодинаковой стойкостью раковин разных видов к растворению. Наиболее стойки виды с толстой раковиной.

Скорость осаждения фораминифер в толще воды при температуре 5 °С от 0,5 до 1,7—2 см/с, т. е. глубины в 5 км они достигают за несколько суток.

Известковые илы литифицируются и преобразуются в породу — мел или органогенный известняк. При этом происходят уплотнение, переосаждение и частичная перекристаллизация биогенных карбонатов. Известковый ил переходит в мел в толще осадка на глубине в несколько сотен метров, а в ходе дальнейшей цементации при захоронении на глубине около 1 км мел трансформируется в известняк. Мел содержит 19—75% скелетов кокколитофорид и только 5—6% раковин фораминифер. Органогенный известняк может содержать значительное количество раковин бентосных или планктонных фораминифер. Широко распространены фузулиновые известняки карбона и перми и нуммулитовые известняки палеогена, основную часть которых составляют раковины фораминифер.

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ

Развитие фораминифер происходило в направлении усложнения морфологии раковины и появления различных типов стенки, а соответственно и новых таксонов. На основании смены систематического состава фораминифер А. В. Фурсенко установил в истории развития этой группы организмов семь основ-

6 Зак. 324

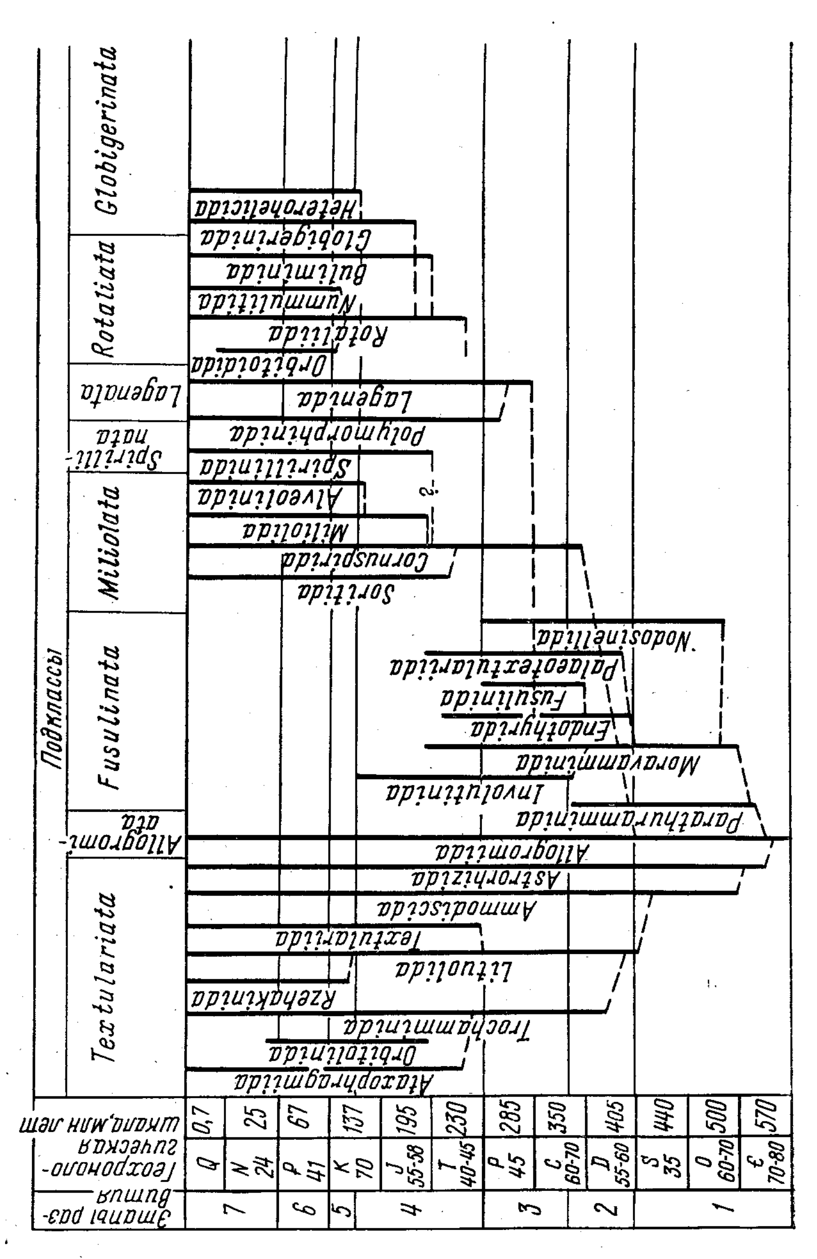


Рис. 51. Схема филогенетического развития класса Foraminifera

ных этапов: 1) раннепалеозойский, включающий ордовик и силур, к ним может быть добавлен кембрий и частично докембрий; 2) среднепалеозойский (девон—ранний карбон); 3) позднепалеозойский (средний карбон — пермь); 4) — триасово-раннемеловой; 5) позднемеловой; 6) палеогеновый; 7) неоген-антропогеновый (рис. 51).

Все эти этапы связаны с развитием земной коры: с горообразовательными процессами, колебательными движениями, трансгрессиями и регрессиями моря. В периоды трансгрессий происходили широкое распространение однородных условий, расселение фауны, обмен видами между бассейнами разных биогеографических провинций. С регрессиями связаны возникновение разнообразных условий, иногда неблагоприятных для существования некоторых групп морских организмов, изоляция фауны и резкие провинциальные отличия. В периоды регрессий вымирают высокоспециализированные элементы предшествующей фауны и открывается путь для развития прогрессивных элементов новых фаун.

Первый этап — ранний палеозой — приходится на каледонский цикл развития земной коры. В это время развитие и расселение фораминифер связаны с каледонскими геосинклиналями и областями морских трансгрессий на Восточно-Европейской и Северо-Американской платформах.

Этап характеризуется существованием примитивных, преимущественно однокамерных, форм с органической протеиновой раковиной, от которых в конце кембрия или начале ордовика независимо произошли однокамерные агглютинированные формы отряда Astrorhizida (подкласс Textulariata) и также однокамерные секреционные известковые формы с микрогранулярной стенкой отряда Parathuramminida (подкласс Fusulinata). Несколько позже среди агглютинированных форм появляются двухкамерные прямые или спирально свернутые раковины, в том числе спирально-плоскостные — отряд Ammodiscida, а среди секреционных — первые многокамерные (отряд Nodosinellida). Таким образом, уже на раннепалеозойском этапе развития у фораминифер возникли способности к агглютинации, секретированию кальцита, септация и связанная с ней многокамерность, спиральное нарастание трубчатой камеры.

Фауна первого этапа развития фораминифер приурочена преимущественно к карбонатным фациям.

В 1991 г. появилось сообщение о находке в вендских отложениях Волыно-Подолии высокоспециализированных многокамерных фораминифер с трохоидной агглютинированной и секреционной раковиной и дополнительными устьями. Если эти данные подтвердятся, то возникнет необходимость не только выделения докембрийского этапа развития фораминифер, но и уточнения их систематики.

Второй этап — девон — ранний карбон — связан с началом герцинского цикла развития земной коры. Фораминиферы в

это время широко расселяются в эпиконтинентальных морях, в мелководных бассейнах и краевых прогибах. Этот этап определяется присутствием как примитивной, унаследованной от предыдущего этапа фауны, так и появлением форм значительно более высокого уровня организации. К последним следует отнести появившихся в раннем девоне эндотирид и в раннем карбоне фузулинид со сложно построенной стенкой, внутренними дополнительными перегородками и дополнительными скелетными образованиями.

Характерные черты второго этапа развития: появление форм с новым типом стенки — фарфоровидным у представителей отряда Cornuspirida (подкласс Miliolata, с раннего карбона), возникновение трохоидных (Trochamminida), спирально-конических (Involutinida), спирально-винтовых (Palaeotextulariida) типов строения раковины, появление гетероморфных и многокамерных форм во многих отрядах.

Для отложений второго этапа также характерны приуроченность преимущественно к карбонатным известняковым фациям, более широкое расселение фораминифер, чем на первом этапе.

Существует предположение, что среди паратурамминид и эндотирид (род Bradyina) были планктонные формы, однако способность к жизни в пелагиали в это время не была наследственно закреплена и не привела к образованию единого в систематическом плане экологического типа.

Третий этап — позднепалеозойский — связан с тектоническими движениями на границе ранне- и среднекаменноугольной эпох, что привело к еще большей дифференциации физико-географических условий в ряде морских бассейнов. Фораминиферы этого этапа развития наследуют как примитивные однокамерные (Astrorhlzida) и двухкамерные (Ammodiscida, Moravamminida), так и сложно построенные многокамерные (Endothyrida, Fusulinida) формы предыдущих эпох. При этом высокоспециализированные представители двух последних отрядов на протяжении карбона и перми переживают свой расцвет, являются доминирующими формами, а фузулиниды к концу перми вымирают. Фузулиниды и эндотириды развиваются быстрыми темпами — с начала среднего карбона появляются Schubertellidae, вскоре генетически связанные с ними Fusulinidae, а в конце среднего карбона — Schwagerinidae, берущие начало от Fusulinidae. Fusulinida и Endothyrida являются наиболее яркими представителями третьего этапа. Они приурочены в основном к мелководным карбонатным органогенным фациям, где встречаются в массовом количестве и являются породообразующими.

На этом же этапе продолжают существовать агглютинированные формы Trochamminida, Lituolida, представители с секреционной известковой микрогранулярной стенкой — Involutinida, Palaeotextulariida, Nodosinellida, с фарфоровидной стенкой — Gornuspirida и появляются первые представители подкласса лагената, имеющие секреционную известковую гиалиновую стенку и способные образовывать вторично-многослойную раковину.

Таким образом, к концу третьего этапа формируются все основные типы стенки и все основные типы строения раковины фораминифер.

Четвертый этап — триас — ранний мел — время возникновения наибольшего числа крупных таксонов (10 отрядов) фораминифер и соответственно наибольшего систематического разнообразия по сравнению с предыдущими эпохами. В то же время важной чертой этого этапа является то, что к его началу на границе перми и триаса вымирает такая высокоспециализированная группа, как Fusulinida, а в конце триаса — Endothyrida. Граница перми и триаса — один из моментов «кризиса фауны», когда происходит вымирание многих форм в различных группах организмов. В значительной степени это связано с резким нарушением физико-географических условий в результате позднегерцинской складчатости и регрессии моря не только на платформах, но и в геосинклинальных областях.

Четвертый этап является временем возникновения планктонного экологического типа (подкласс Globigerinata), распространенного в эпиконтинентальных морях, — высокоорганизованных, преимущественно с трохоидной раковиной, представителей отряда Rotaliida, расцвета и господства представителей подкласса Lagenata, особенно со спирально свернутой раковиной и правильно-клубковидных Miliolida. Широко представлены формы со спирально-винтовым типом строения раковины, причем имеющие как агглютинированную стенку (Ataxophragmiida, Textulariida), так и секреционную известковую (Buliminida). Этот этап характеризуется появлением и расцветом своеобразной группы фораминифер — Orbitolinida, имеющих чрезвычайно сложно устроенную агглютинированную раковину с эмбриональным аппаратом, вторичной септацией и циклическим расположением камер на поздней стадии онтогенеза. Новым для четвертого этапа является также возникновение правильно-клубковидного типа строения раковины (Miliolidae) и зернистой микроструктуры у секреционных известковых раковин (некоторые Rotaliida), а также монокристаллического типа строения стенки (Spirillinida).

Новым элементом в мезозойской фауне фораминифер являются также представители семейств Epistominidae и Ceratobuliminidae (надсемейство Robertinoidea) с арагонитовой раковиной, широко распространенные в юре и раннем мелу, а также такие роталоидные формы, как Discorbidae, Gavelinellidae.

Фораминиферы этого этапа присутствуют как в терригенных, так и в карбонатных фациях. К концу четвертого этапа планктонные фораминиферы приобретают глобальное распространение в пределах тепловодного климатического пояса.

Пятый этап — позднемеловой — связан с широко распространившейся трансгрессией, дальнейшим формированием впадины Атлантического океана и других океанических впадин, что является благоприятным для развития и расселения планктонных фораминифер. Позднемеловая эпоха — это эпоха расцвета планктонных фораминифер, особенно таких семейств, как Globotruncanidae, Rotaliporidae, Rugoglobigerinidae и Planomalinoidae, убыстрения темпов их эволюции, появления новых морфологических признаков (кили, дополнительные устья). В позднем мелу планктонные фораминиферы распространились из эпиконтинентальных морей в открытый океан, где разные их группы адаптировались к различным глубинным уровням. При этом большого разнообразия и расцвета достигли не только Globigerinida, но и спирально-винтовые Heterohelicida.

На этом этапе существовали представители всех отрядов, известных в раннем мелу — конце предыдущего этапа, и появились представители трех новых отрядов. Из агглютинирующих — это Rzehakinida. возникшие еще в конце альба, но достигшие расцвета в позднем мелу, а из секреционных форм с известковой гиалиновой стенкой первые представители Orbitoidida и Nummulitida — высокоспециализированные формы, обладающие системой каналов и дополнительными внутренними скелетными образованиями, появившиеся в конце позднего мела.

Значительного разнообразия, по сравнению с предыдущим этапом, и расцвета достигают здесь атаксофрагмииды, некоторые текстулярииды и Gavelinellidae (последние принадлежат отряду Rotaliida). Отряды Buliminida, Rotaliida, Heterohelicida переживают в позднем мелу свой расцвет. В то же время значительно снижается роль представителей подкласса Lagenata.

Шестой этап развития фораминифер — палеогеновый — начинается с широкой регрессии и сокращения площадей морских бассейнов в датском и палеоценовом веках, сменившихся в эоцене трансгрессий. На границе мела и палеогена произошли значительные перестройки в органическом мире Земли — очередные кризисные явления в биоте и биосфере, которые ряд исследователей связывают с космическими причинами. На этом рубеже вымирают многие представители планктонных фораминифер, характерные для позднего мела, и появляются новые: Globorotaliidae, Globigerinidae, Hastigerinidae, Hantkeninidae и др. К концу палеоцена почти исчезает другая группа планктонных фораминифер — Heterohelicida, игравшая большую роль в позднем мелу.

Однако самым ярким показателем палеогенового этапа являются Nummulitida, которые по своему геологическому значению могут быть приравнены к фузулинидам в позднем палеозое. Недаром в свое время французские геологи принимали для палеогена название «periode Nummulitique».

В палеогене продолжается расцвет Rotaliida (многочисленные семейства) и Buliminida; продолжают существовать разнообразные Ataxophragmiida, Textulariida и Lituolida и представители других отрядов, известных из позднего мела, но на уровне родов и семейств на рубеже мела и палеогена происходит значительная смена во всех этих группах.

Седьмой этап развития фораминифер — неоген-антропогеновый — проходил в исключительно разнообразных физико-географических условиях: мелководные и глубоководные, тепловодные и холодноводные, пониженной солености в полузамкнутых и даже замкнутых бассейнах.

В целом для этого этапа характерны большое разнообразие Miliolida, переживающих в неогене второй период расцвета, обилие представителей Rotaliida, среди которых наиболее характерны Elphidiidae, Nonionidae, Rotaliidae, Cassidulinidae, Anomalinidae, Discorbidae. Из крупных Orbitoidida в неогене существуют Miogipsinidae, пришедшие на смену палеогеновым Discocyclinidae и Lepidocyclinidae и вымершие в конце неогена. Значительно сокращается и число нуммулитид. Продолжают существовать известные из предыдущего этапа агглютинированные формы, а также Lagenida, Polymorphinida и Buliminida.

Планктонные фораминиферы по числу семейств менее разнообразны, чем в палеогене, здесь преобладают Globigerinidae, Catapsydracidae, Globorotaliidae и Hastigerinidae.

Перечисленные этапы развития фораминифер отражают общую картину их эволюции на уровне высших таксонов. Однако в зависимости от географического распространения и места обитания в морском бассейне одновозрастные фауны значительно отличаются друг от друга. В мезозое и кайнозое, так же как и в современных бассейнах, значительная разница в систематическом составе фораминифер наблюдается между климатическими поясами — тепловодным (Тетическим) и холодноводными (Бореальным и Нотальным), холодноводными и полярными (Арктическим и Антарктическим). Иногда эти различия так велики, например в позднеюрское время, что для отложений одного и того же времени устанавливаются разные ярусы — титонский в Тетическом поясе и волжский в Бореальном.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Фораминиферы имеют большое значение для разработки детальной стратиграфии, местной, межрегиональной и субглобальной корреляции. Это определяется тем, что их раковины в ряде случаев присутствуют в породе в больших количествах, благодаря чему возможны подробная послойная характеристика и датировка разреза. Кроме того, представители ряда групп фораминифер, такие, как фузулиниды, эндотириды, нуммулитиды, милиолиды, глобигериниды и другие, быстро эволюционировали, в связи с чем можно расчленять разрез на стра-

тоны различного ранга по отдельным видам или их комплексам. Небольшие размеры раковин фораминифер позволяют извлекать их в достаточном количестве и из кернового материала, что придает им особую ценность при проведении буровых работ — расчленении и сопоставлении разрезов скважин.

Разные группы фораминифер дают возможность детально расчленять разрезы и выделять различные по широте распространения стратоны. Если по бентосным фораминиферам разрабатываются главным образом местные и региональные схемы, то по планктонным — субглобальные, простирающиеся в пределах одного климатического пояса.

На основании изучения фораминифер устанавливаются характерные комплексы для групп ярусов, отдельных ярусов, подъярусов; при более детальных исследованиях выделяются слои с фораминиферами или зоны, отвечающие обычно части подъяруса или подъярусу. При частом отборе образцов, когда улавливаются даже незначительные изменения фауны, и при детальном изучении филогении той или иной группы фораминифер могут быть выделены филозоны, отражающие определенные этапы в эволюции этих организмов.

Хотя находки фораминифер известны начиная с докембрия и некоторое стратиграфическое значение имеют их более примитивные представители при расчленении силура и девона, но достаточно дробная зональная стратиграфия по этой группе ископаемых разработана начиная с карбона.

Схемы расчленения мезозойских и кайнозойских отложений первоначально были разработаны на материале континентов, а в последние десятилетия более дробные схемы получены при исследовании фораминифер из океанических скважин.

Одним из первых исследователей, попытавшихся использовать раковины фораминифер для целей стратиграфии, является профессор Петербургского горного института В. И. Мёллер, изучавший отложения карбона и нижней перми европейской части России. Проведенные им в конце XIX столетия классические работы по палеозойским фораминиферам позволили обосновать трехчленное деление каменноугольных отложений европейской части России и сопоставить их с каменноугольными породами Западной Европы и Северной Америки. В дальнейшем на протяжении практически ста лет производилась детализация расчленения карбона Восточно-Европейской платформы и прилегающих регионов. В последние десятилетия этим успешно занимались сотрудники Геологического института АН СССР и Института геологических наук АН УССР. В результате разработана зональная схема расчленения каменноугольных отложений этого региона по фузулинидам и эндотиридам.

Фузулиниды имеют большое практическое значение для детального расчленения каменноугольных и пермских отложений таких регионов, как Поволжье, Западное Приуралье, Западная Европа, Северная Америка и др.

Для разработки стратиграфии триасовых и юрских отложений главную роль играют лагениды (в триасе они составляют 70% всех известных видов), а также милиолиды, эпистоминиды и в меньшей степени роталииды. Наиболее дробно стратиграфия триасовых отложений разработана для юга Западной Европы (особенно для Альп), юга бывшего СССР, Аляски. Для юры дробные стратиграфические схемы с выделением зон созданы для платформенных областей, в частности для Восточно-Европейской и Западно-Сибирской платформ, и менее дробные для геосинклинальных областей.

В начале раннего мела в значительной степени наследуется систематический состав фораминифер позднеюрского времени, и руководящими формами на протяжении берриаса — баррема являются также лагениды, роталииды, эпистоминиды, некоторые атаксофрагмииды и литуолиды. Начиная с апта широкое распространение получают планктонные фораминиферы, которые делают возможным разработку зональной стратиграфии для отложений геосинклинальных областей. В областях развития платформенных отложений главная роль принадлежит роталиидам (Gavelinellidae и др.), лагенидам, эпистоминидам и агглютинированным формам.

Чрезвычайно велико практическое значение планктонных фораминифер для разработки зональной стратиграфии верхнемеловых и палеогеновых отложений. Швейцарским микропалеонтологом Г. Болли в 1966 г. была предложена субглобальная зональная схема для меловых и кайнозойских отложений тепловодного пояса. Со временем эта схема совершенствовалась другими исследователями. Большой вклад в расчленение верхнемеловых и палеогеновых отложений по планктонным фораминиферам внесли работы Н. Н. Субботиной.

Наряду с планктоном большую роль в расчленении верхнемеловых и кайнозойских отложений играет и бентос. Так, В. П. Василенко в 1961 г. была опубликована зональная схема расчленения верхнего мела п-ова Мангышлак по аномалинидам, широко применяемая и для расчленения разрезов Восточно-Европейской платформы; многочисленны работы по расчленению палеогеновых отложений Западной Европы и юга бывшего СССР по нуммулитидам (H. Schaub, Г. И. Немков, Н. Н. Бархатова и др.).

Стратиграфия неогеновых и четвертичных отложений также разрабатывается как по планктонным, так и по бентосным фораминиферам. Среди последних наиболее важны милиолиды, различные роталииды (Rotaliidae, Elphidiidae, Nonionidae, Cassidulinidae).

Результаты изучения фораминифер используются не только в стратиграфии, но и при решении вопросов фациального анализа, палеогеографии и палеозоогеографии. Отдельные экологические типы фораминифер приурочены к определенным условиям разных зон морей и океанов. Это особенно хорошо уста-

навливается при исследовании современных фораминифер, полученные результаты с определенными поправками могут быть перенесены на ископаемый материал для восстановления палеообстановок. Большой вклад в исследование условий существования современных фораминифер внесен сотрудником Института океанологии РАН Х. М. Саидовой и др.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ

Раковины фораминифер встречаются практически во всех породах морского происхождения, но преобладают в карбонатных глинах, мергелях, органогенно-обломочных известняках. Процесс исследования фораминифер состоит из сбора образцов в поле, технической обработки пород и научной обработки материала.

Сбор образцов. Частота отбора образцов и их размеры зависят от характера конкретных задач, стоящих перед исследователем. При первичном изучении разреза образцы, в зависимости от мощности отложений, отбирают с интервалом в 1—2 или 3—4 м и чаще при каждой смене литологии. Вес образца при этом составляет 200 г и более в случае относительно рыхлой породы. При отборе твердых карбонатных пород для изучения микрофоссилий в шлифах достаточен кусок породы размером 5×3×2 см. При детальных целенаправленных исследованиях частота отбора образцов может быть увеличена и интервал отбора сокращен до нескольких сантиметров, а вес образца увеличен.

Необходимо отбирать чистые невыветренные образцы, чтобы избежать их загрязнения ископаемыми органическими остатками из других слоев. При отборе образцов из кернового материала необходимо тщательно очистить поверхность керна и перед началом технической обработки тщательно его помыть. Образец с этикеткой помещают в матерчатый или полиэтиленовый мешочек.

Изучаемый материал не должен носить случайного характера. Единичные образцы неопределенного стратиграфического положения, взятые из разобщенных обнажений, не имеют интереса для первичного исследования разреза.

Техническая обработка образцов. Техническая обработка образцов для извлечения из породы остатков микрофоссилий слагается из следующих процессов: дезинтеграция породы, отмывки образца и отбора скелетных остатков из отмытого порошка.

Дезинтеграция породы производится различными способами — механическим, термическим и химическим. Наиболее простым является механический способ дезинтеграции пород, применяемый в начальной стадии технической обработки образцов при изучении всех микрофоссилий. В случае сравнительно рыхлых пород используются железная ступка с пестиком или молоток, а в случае более твердых для дробления применяются металлические прессы или ультразвуковые установки. Порода размельчается на кусочки размером от 1 см^3 и мельче, но не растирается во избежание разрушения ископаемых остатков. Часть образца, оставшаяся после взятия навески, сохраняется как контрольный образец и используется в случае возникновения каких-либо вопросов и при необходимости обогащения отмытого образца ископаемыми остатками.

При обработке твердых пород применяют термический и химический способы. В первом случае в зависимости от характера породы рекомендуется кипячение размельченного образца в воде (или в воде с добавлением соды) или последовательное прокаливание кусочков породы в муфельной печи и погружение в холодную воду, или сильное охлаждение в холодильнике до —30 °С и последующее нагревание. В результате резкой смены температур образец разрушается и выделяется часть содержащихся в нем микрофоссилий. Другой способ разрыхления твердых пород заключается в сплавлении раздробленной породы с равным количеством глауберовой соли ($Na_2SO_4 \cdot 10H_2O$) или гипосульфита ($Na_2S_2O_3 \cdot 5H_2O$). После остывания попавшие в трещины породы гипосульфит или глауберова соль снова кристаллизуются и разрушают породу. Аналогичным способом может быть использована ледяная уксусная кислота.

Отмывка образца после дезинтеграции и размягчения породы производится для удаления тонких глинистых частиц размером 0,01 мм и меньше. Отмывка может производиться вручную и с помощью приборов. Ручная отмывка образца производится следующим образом: дезинтегрированную породу переносят в алюминиевую миску, заливают горячей водой, взмучивают, слегка растирая резиновой пробкой или рукой, дают отстояться 1,5—2 мин, затем воду со взвешенными в ней тонкими частицами сливают, осадок с более грубым материалом остается на дне миски. Эту операцию повторяют до тех пор, пока вода над осадком не станет прозрачной. В процессе такого отмучивания вместе с тонкими частицами могут сливаться мелкие легкие раковины фораминифер. Чтобы избежать этого, взмученную воду следует сливать через сито с размером ячеек меньше 0,01 мм. Для отмывки удобнее применять систему металлических сит с ячейками различного диаметра от 1 мм до сотых долей миллиметра. В сито с наиболее крупными ячейками переносится дезинтегрированный образец, под ним помещают сита с более мелкими ячейками, и вся система сит устанавливается под струю воды над стоком. В результате такой отмывки образец механически разделяется на ряд фракций. Недостатком этого способа отмывки является то, что сита забиваются породой с остатками ископаемых, в связи с чем необходимо иметь несколько комплектов сит и тщательно их очищать после каждого образца.

Для ускорения процесса отмывки разработан ряд отмывочных аппаратов, большинство из которых представляет собой систему сообщающихся сосудов. Первый из таких приборов в нашей стране разработан Н. Н. Субботиной и эксплуатируется в лаборатории микробиостратиграфии ВНИГРИ в Санкт-Петербурге и в ряде других научно-исследовательских институтов.

Другой прибор для отмывки образцов — «пирамида Е. П. Бочкова».

В тех случаях, когда исследователь имеет дело с совсем рыхлыми осадками, содержащими легкие скелетные образования, например пустые раковины фораминифер (в основном это современные осадки), отмывка образца от глинистых и илистых частиц пород производится в мешочках из мельничного газа № 61 и 74 под струей воды до тех пор, пока вода, вытекающая из мешочка, станет чистой. Отделение раковин от оставшейся тяжелой фракции осадка производится с помощью тяжелых жидкостей, в частности четыреххлористого углерода (CCl_4) с плотностью 1,59. При заливании осадка тяжелой жидкостью пустые раковины всплывают.

После отмывки образца любым из перечисленных способов полученный осадок смывают в чашку Петри, высушивают и пересыпают в пакетик из кальки, на котором написаны номер образца, название разреза, год взятия образца, или в стеклянную пробирку с пробкой. В последнем случае этикетку лучше помещать в пробирку, а не наклеивать сверху.

Отбор раковин из отмытого и просушенного образца породы производится под бинокулярным микроскопом обычно при увеличении 8×4 с помощью тонкой смоченной в воде кисточки или препаровальной иглы.

Для хранения микрофоссилий используются камеры Франке различных типов, изготовленные из картона или пластмасс. Дно камер может иметь простую подкладку из черной бумаги или так называемую фотоподкладку, на которую можно наклеивать раковины кисточкой, смоченной в воде.

Обработка собранного материала. Научная обработка материала проводится с целью всестороннего изучения объектов исследования, их определения, описания и изображения. Большая часть микропалеонтологических объектов имеет размеры от долей до нескольких миллиметров, и основная определительская работа с ними проводится с помощью бинокулярных стереоскопических микроскопов МБС-1, МБС-9, которые дают увеличение до 98 раз (7×14).

Если раковины имеют хорошую сохранность, то их внешние признаки могут быть достаточно хорошо рассмотрены с помощью бинокуляра без применения специальных методов. При недостаточно хорошей сохранности скелетных остатков и для рассмотрения внутренних элементов строения применяются просветляющие жидкости и окрашивание. В качестве просветляющих жидкостей могут быть использованы вода, глицерин, касторовое масло, ксилол. Изучаемый объект переносят на предметное стекло, погружают в выбранную жидкость и рассматривают как в отраженном, так и в проходящем свете. Окрашивание раковин анилиновыми красителями (чернила от ручки, синька) в некоторых случаях приводит к большей рельефности ряда внешних признаков. Иногда для лучшего рассмотрения поверхности изучаемого объекта с нее может быть сделан слепок с помощью целлулоидной пленки. Простейший способ изготовления пленки следующий. Кусочек очищенной от эмульсии фотопленки растворяется в ацетоне, в полученный раствор на несколько секунд погружается объект исследования, затем он вынимается из раствора, просушивается, образовавшаяся на нем целлулоидная пленка, несущая отпечаток поверхности объекта, снимается препаровальной иглой и изучается под бинокуляром или микроскопом.

Для исследования микроструктуры скелета, элементов внутреннего строения, а в некоторых случаях и стадий развития применяется метод изготовления ориентированных шлифов. Для этого на матовую поверхность сухого предметного стекла помещается кусочек или капля канадского бальзама или эпоксидной смолы. Стекло медленно нагревают для разжижения смолы и сухой кисточкой или иглой погружают в бальзам раковину; пока бальзам не застыл, раковину ориентируют в нужном положении нагретой иголкой. Ориентировка раковины производится под бинокуляром, и нагретое стекло следует поместить на деревянную дощечку или матерчатую подкладку во избежание его резкого охлаждения и растрескивания бальзама.

После остывания препарата и застывания бальзама его пришлифовывают на матовом стекле с использованием тонкого карборундового порошка и воды или только с водой до необходимого уровня среза. Шлифование производится круговыми движениями предметного стекла. В процессе шлифования необходимо возможно чаще контролировать плоскость пришлифовки под бинокуляром, предварительно промывая стекло водой. Для изготовления тонкого прозрачного шлифа стекло с пришлифовкой медленно нагревают до разжижения бальзама и нагретой иглой переворачивают раковину так, чтобы ее пришлифованная сторона плотно примыкала к предметному стеклу. После пришлифовывания раковины со второй стороны и достижения необходимой толщины шлифа препарат промывают, высушивают и накрывают покровным стеклом. Для этого на шлиф наносят каплю жидкого бальзама и осторожно накрывают чистым и сухим покровным стеклом. Особенно важное значение изготовление тонких шлифов имеет при изучении палеозойских фораминифер, так как для их диагностики особенно необходим анализ внутреннего строения раковины. Тонкие срезы фораминифер изучают также в петрографических

шлифах, изготовленных из твердых известняков, где сечения раковин имеют случайную ориентировку. Подробно методика шлифования микрофоссилий на примере фораминифер разработана А. К. Богдановичем в публикациях 1937 и 1952 гг. Шлифы просматриваются под бинокуляром и изучаются с помощью поляризационного микроскопа.

В микропалеонтологии широко используется метод фотографирования материала, что значительно облегчает работу с микроскопическими объектами и дает возможность лучшего визуального сравнения объектов из разных образцов и с разных стратиграфических уровней. Фотографирование может производиться с помощью обычного бинокуляра с фотонасадкой, с помощью микроскопа МБИ-6 (микроскоп бинокулярный) с фотонасадкой и с использованием другой оптики, а также с помощью электронного микроскопа с фотокамерой. В последнем случае исследуемые объекты проходят предварительную обработку. Они наклеиваются на специальные металлические столики особым электропроводящим клеем, или с помощью двусторонneклейкой ленты, или клея БФ. После этого столик помещается в вакуумную опылительную установку, где поверхность объекта исследования и рабочая поверхность столика напыляется тонким слоем меди, золота или специального сплава для создания электропроводящей поверхности, необходимой для исследования в электронном микроскопе. После подготовки столика к съемке он укрепляется в вакуумной камере микроскопа. Изображение объекта рассматривается на экране микроскопа, выбираются необходимые увеличения и объект фотографируется целиком или фрагментарно. Электронный микроскоп позволяет наблюдать и исследовать детали строения микрофоссилий, невидимые или плохо различимые в световом микроскопе.

Для диагностики минерального состава скелета микрофоссилий используется рентгеновский метод.

Благодаря тому что микропалеонтологический материал часто характеризуется массовыми или хотя бы многочисленными находками микрофоссилий, в микропалеонтологии широкое применение находит биометрический метод исследований, имеющий свою специфику и позволяющий выявить закономерности в строении, развитии и распространении фораминифер.

При изображении фораминифер в палеонтологии долгое время использовались рисунки. Для этого были сконструированы специальные рисовальные аппараты, например РА-1, состоящий из переходного кольца, надеваемого на тубус бинокуляра, окуляра с системой светофильтров и подвижно прикрепленного зеркала. Совмещение с помощью регулирования положения зеркала изображения объекта и листа бумаги позволяет обвести на бумаге его контур и некоторые детали строения. Однако любой рисунок, даже выполненный с помощью рисовального аппарата, содержит в себе много субъективного, и поэтому

с развитием микрофотографирования рисунки сменились фотографиями, а в последнее десятилетие и электронными фотографиями. В то же время наличие фотографий не исключает зарисовок как целых объектов, так и их фрагментов, когда в этом есть необходимость.

Задания для самостоятельной работы

1. Составьте сравнительную таблицу подклассов фораминифер, используя описания, данные в учебнике.
2. Составьте сравнительную таблицу отрядов подкласса Allogromiata, используя описания, данные в учебнике. и указав характер стенки, число камер (1, 2, много), тип строения раковины, образ жизни, геологический возраст. Сделайте рисунок типового рода.
3. То же для отрядов подкласса Fusulinata.
4. То же для отрядов подкласса Miliolata.
5. То же для отрядов подкласса Rotaliata.

КЛАСС RADIOLARIA. РАДИОЛЯРИИ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Радиолярии — одноклеточные планктонные организмы типа саркодовых (Sarcodina Dujardin, 1838). Основные органеллы располагаются в цитоплазме, которая оболочкой центральной капсулы разделена на эктоплазму и эндоплазму, заключающую ядро. Характерна система аксоподий — псевдоподий с аксонемами (осевыми нитями), сходящимися к аксопласту — центру организации аксонем. У многих групп развит внутриклеточный разнообразной геометрической формы сложный скелет из аморфного кремнезема или из целестина. Одиночные формы большей частью размером от нескольких десятков микрон до 1—3 мм; колониальные достигают 0,5 м и более. Особенности размножения не ясны, но многие поколения, видимо, могут размножаться агамным путем. Питание гетероморфное. В настоящее время пелагические организмы всех океанов и многих морей с соленостью 32—38‰ населяют толщу вод от поверхности до абиссальных глубин. В классе радиолярий выделяются два подкласса: акантарии (Acantharia Müller, 1885) и собственно радиолярии (Euradiolaria Lameere, 1931). В последний входят надотряды — феодарии (Phaeodaria Haeckel, 1879) и полицистины (Polycystina Ehrenberg, 1838) с четырьмя отрядами: альбаиллеллярии (Albaillellaria Deflandre, 1953), сфереллярии (Sphaerellaria Haeckel, 1881), насселлярии (Nassellaria Ehrenberg, 1847) и коллодарии (Collodaria Haeckel, 1881). Акантарии не известны в ископаемом состоянии, феодарии встречаются начиная с позднего эоцена, полицистины — с кембрия (?), ордовика по настоящее время.

СТРОЕНИЕ МЯГКОГО ТЕЛА (ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ ОБРАЗОВАНИЯ)

Важным элементом строения радиолярий является центральная капсула, разделяющая цитоплазму на внутри- и внекапсулярные (интра- и экстракапсулярные) эндоплазму и эктоплазму; оболочка центральной капсулы Polycystina (рис. 52,

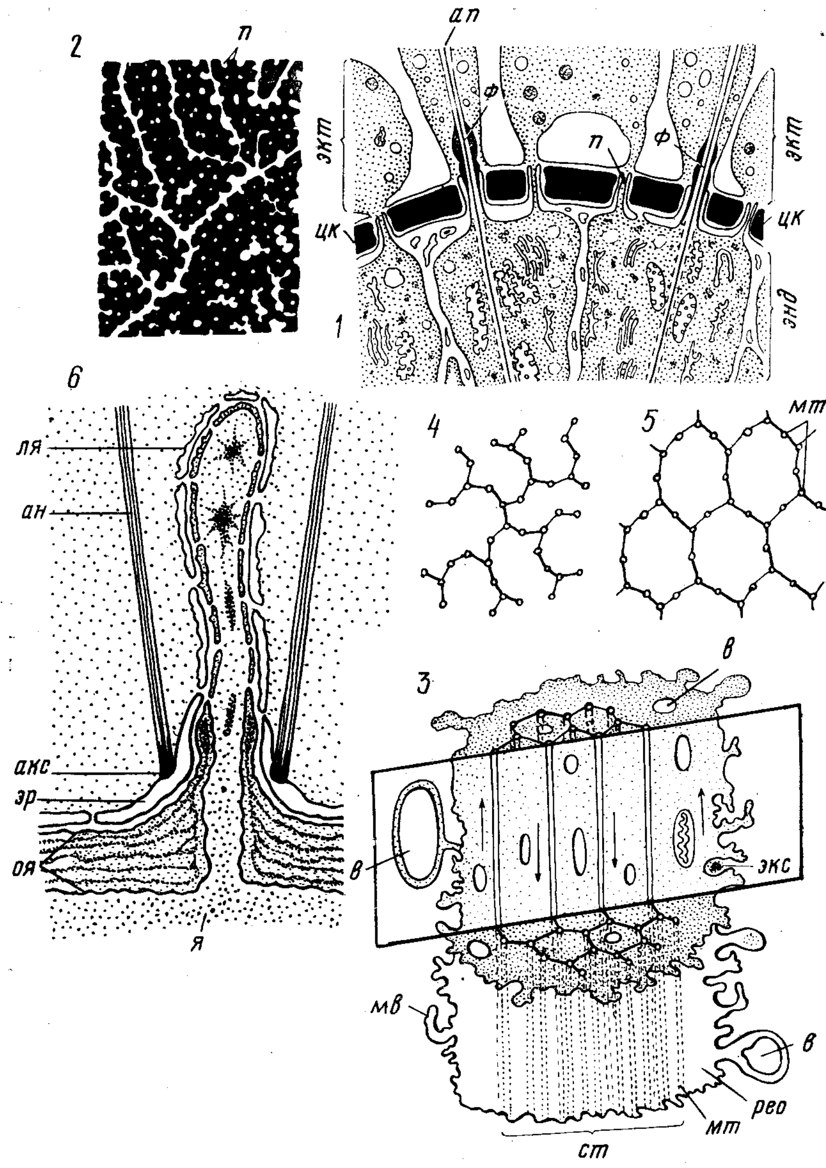


Рис. 52. Строение радиолярий Polycystina: *1* — общая схема; *2* — стенка центральной капсулы сверху; *3* — схема строения аксоподии; *4* — схема поперечного разреза стереоплазмы насселлярий; *5* — то же у криптоаксопластических Sphaeroidea; *6* — оболочка ядра и аксопласты тех же Sphaeroidea; *акс* — аксопласт, *ан* — аксонема, *в* — вакуоли, *мв* — микроворсинки аксоподии, *мт* — микротрубочки, *ст* — стереоплазма, *рео* — реоплазма, *экс* — продукты экскрета, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро, *ля* — лопасть ядра, *оя* — оболочка ядра, *ф* — фузула, *п* — пора, *экт* — эктоплазма, *энд* — эндоплазма, *цк* — центральная капсула (по J. et M. Cachon, 1972, 1977, 1984)

фиг. *1, 2*) имеет толщину около 60—80 нм и состоит из нескольких гликопротеиновых слоев. В оболочке имеются неправильной формы пластинки, пронизанные порами и сложными образованиями — фузулами, через которые проходят аксонемы аксоподий и осуществляется обмен веществ.

Эндоплазма содержит ядро или многочисленные ядра, аксопласт, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулюм, пищеварительные вакуоли, капли жира, пигментные гранулы, кристаллы и конкреции. Ядро полицистин на вегетативной стадии крупное, в среднем 50—70 мкм в диаметре, но у коллодарий достигает гигантских размеров — 200—300 мкм. Акантарии более многоядерны. Форма ядер у радиолярий варьирует от сферической до лопастной. Морфология ядра связана со строением аксопласта и системы аксоподий; ядро часто составляет с ними единый нуклеоаксоподиальный комплекс. Аксоподии представляют собой прямые неветвящиеся, неанастомозирующие псевдоподии (см. рис. 52, фиг. *3*), состоящие из упругой осевой нити (аксонемы) и облекающей ее цитоплазмы (реоплазмы). Аксонема построена из продольных микротрубочек, составленных из белковых молекул — протофибрилл. Микротрубочки — обычный элемент

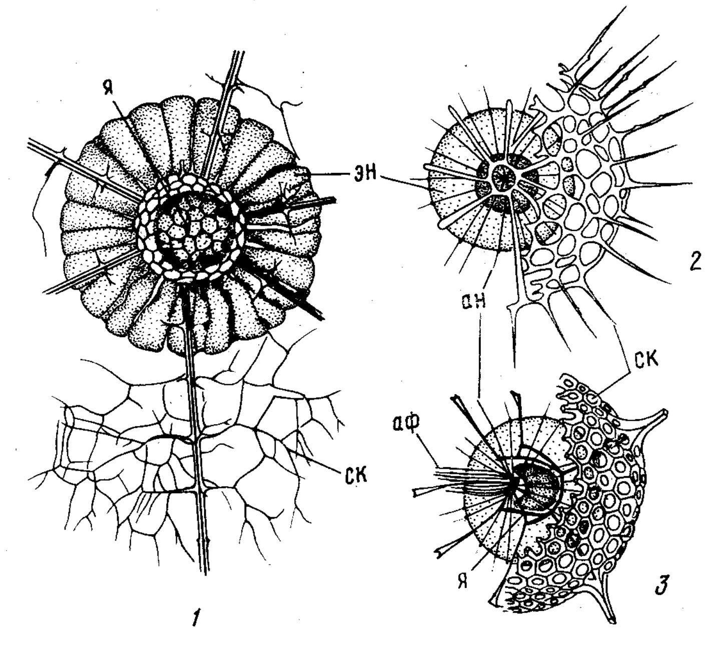


Рис. 53. Строение радиолярий Sphaeroidea (Polycystina): *1* — Cladococcus sp., сем. Arachnosphaeridae, планктон, современный; *2* — схема строения центроаксопластических форм; *3* — то же для периаксопластических форм (по J. et M. Cachon, 1972); *ан* — аксонема, *аф* — аксофлагеллоподия, *эн* — эндоплазма, *я* — ядро, *ск* — скелет

клетки всех саркодовых, но в аксоподиях они располагаются строго упорядоченно (см. рис. 52, фиг. *4, 5*), характеризуя надсемейства.

Центр, обеспечивающий упорядоченность микротрубочек, — аксопласт, как показывают электронограммы, составлен микрофибриллярной и гранулярной субстанциями. В зависимости от положения аксопласта в клетке различаются экзоаксопластия и эндоаксопластия. При экзоаксопластии (у феодарий и некоторых коллодарий) аксонемы не проходят в эндоплазму; аксопласты находятся вблизи центральной капсулы. Для полицистин характерна эндопластия, когда аксонемы заходят в эндоплазму, а часто и в ядро, при этом выделяется несколько типов нуклеаксоподиальных комплексов.

При криптоаксопластии (анаксопластии) единого аксопласта нет и аксонемы заякорены снаружи от ядра в многочисленных элементарных аксопластах (см. рис. 52, фиг. *6*). В случае развития скелетной макросферы диаметром 60—100 мкм (рис. 53, фиг. *1*) ядро сферическое, не соприкасающееся со скелетом. Если имеется внутренний скелетный многогранник меньшего диаметра, то он обычно располагается рядом с ядром или врезается в разрастающееся ядро и подразделяет его на лопасти.

В случае центроаксопластии (см. рис. 53, фиг. *2*) единый аксопласт находится в центре ядра и аксонемы пронизывают его. Аксоподиальный аппарат, ядро, центральная капсула, скелет радиально-симметричны. Центральная скелетная оболочка диаметром около 40 или 15—25 мкм находится внутри ядра.

Периаксопластия характеризуется тем, что единый аксопласт погружен в чашевидное углубление ядра (см. рис. 53, фиг. *3*; рис. 54). Плотный пучок аксонем направлен в одну сторону, а по другим радиусам расходятся единичные аксоподии. Аксоподиальная система, ядро, центральная капсула — все гетерополярно. Диаметр внутриядерного скелетного образования не менее 30 мкм. Для апоаксопластии (рис. 55, фиг. *1, 2*) характерно, что единый аксопласт находится рядом с ядром, иногда в углублении ядра, но не соприкасается с ним. Расположение аксонем, взаимное положение ядра и аксопласта, центральная капсула, скелет — все гетерополярно, даже с элементами билатеральной симметрии. Диаметр первой камеры скелета 30—50 мкм и даже более. И наконец, при проаксопластии (см. рис. 55, фиг. *3, 4*) единый аксопласт находится в тесном контакте с ядром между его лопастями; там же находится срединная балка скелета. Аксоподиальная система, ядро, центральная капсула, скелет гетерополярны, иногда с элементами трилучевой и (или) билатеральной симметрии. Диаметр первой камеры (цефалиса) обычно не более 30 мкм. В случае расположения ядра не в цефалисе, а в дистальной более широкой части аксопласт все равно лежит около срединной балки скелета.

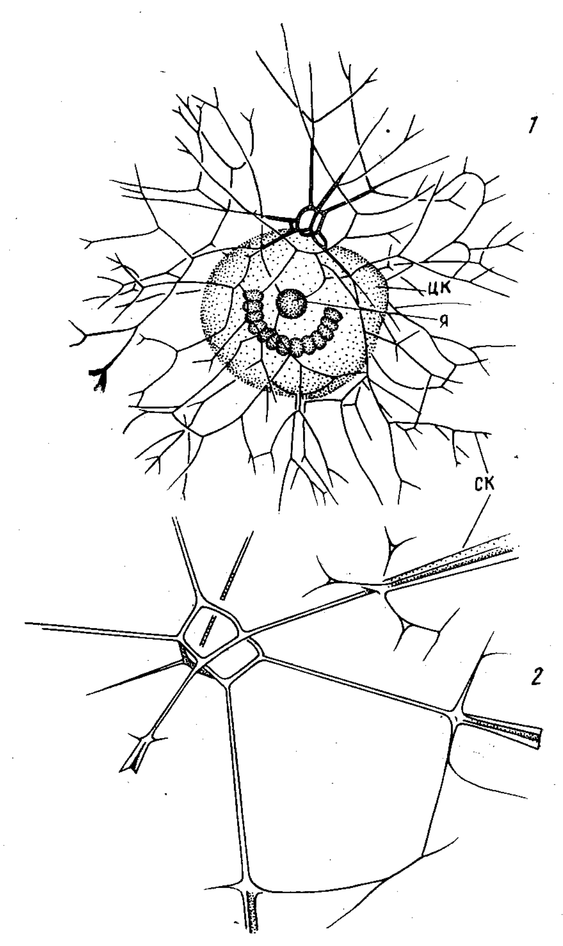


Рис. 54. Excentroconcha minor Mast., сем. Arachnosphaeridae, Polycystina, планктон, современный (*1* — по Hollande, Enjumet, 1960, *2* — ориг): *я* — ядро, *цк* — центральная капсула, *ск* — скелет

Эктоплазма светлее, прозрачнее эндоплазмы и часто не имеет многих органелл и включений, типичных для эндоплазмы. Эктоплазма содержит вакуоли, специфические для актинопод тельца — кинетоцисты и симбиотические водоросли — зооксантеллы.

У феодарий и некоторых коллодарий внекапсульная цитоплазма часто разделяется на саркоматрикс — внутренний уплотненный слой, калимму — прозрачный вакуолизированный слой и саркодиктиум — наружный уплотненный слой. В эктоплазме у феодарий имеется характерное образование — феодиум, обычно состоящий из мелких шаровидных гранул — феоделл, пигментных зерен, вакуолей с запасными питательными веществами и кремнеземом.

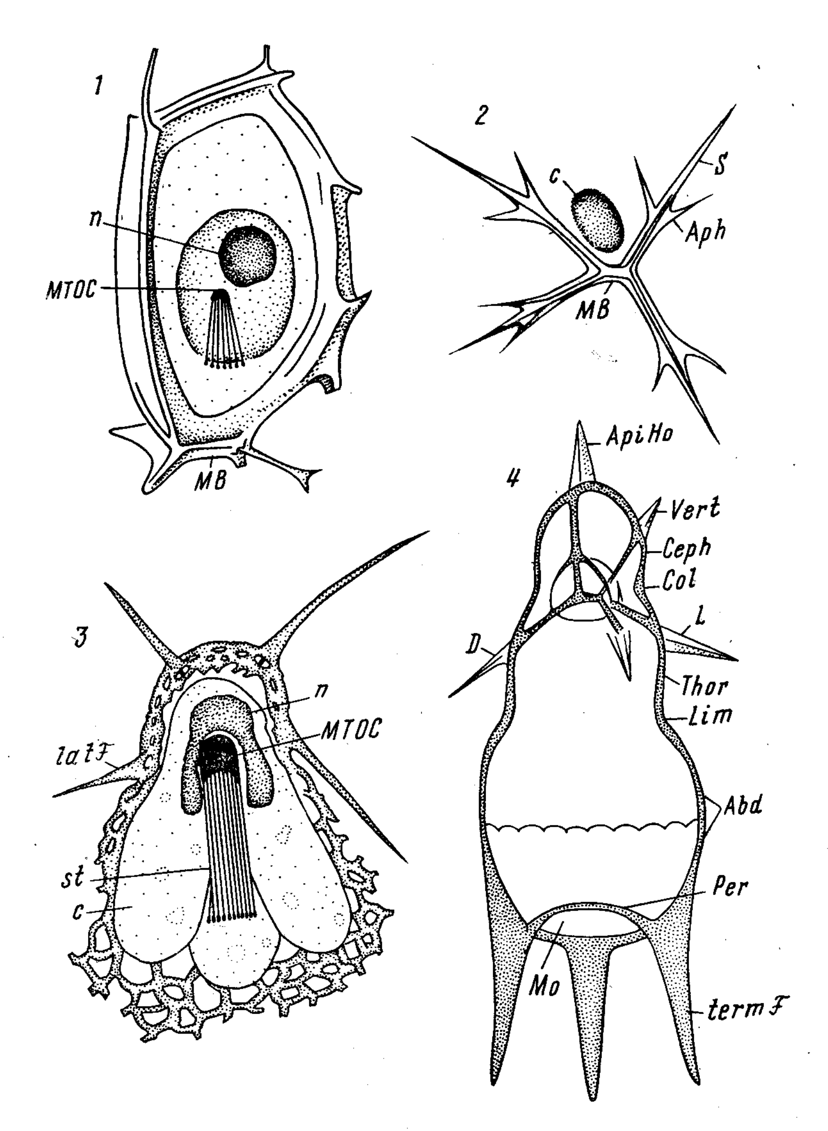


Рис. 55. Строение Nassellaria (Polycystina): *1* — схема для апоаксопластических форм; *2* — Plagiacantha abietina Hertwig, сем. Plagiacanthidae, планктон, современный; *3* — схема для проаксопластических форм; *4* — схема элементов скелета (*1, 3* — по *J. et M. Cachon, Ferru*, 1968; *2, 4* — по М. Г. Петрушевской, 1971); *ApiHo* — апикальный рог, *Ceph* — цефалис, *D* — дорзальная игла, *Vert* — вертикальная игла, *L* — боковая игла, *MB* — срединная балка, *latF* — боковые ноги, *termF* — терминальные ноги, *Col* — шейное сужение, *Lim* — лимбарное сужение, *Per* — перистом, *Mo* — устье, *Thor* — торакс, *Abd* — абдомен, *MTOC* — аксопласт, *n* — ядро, *st* — стереоплазма, *S* — радиальная игла, *Aph* — ветви иглы, *c* — центральная капсула

Саркодиктиум хорошо выражен и у многих акантарий. Кроме того, у них в наружной части калиммы бывают развиты фибриллярный эктоплазматический кортекс (рис. 56) и особые сократительные органеллы — мионемы (миофриски), располагающиеся вокруг каждой радиальной иглы.

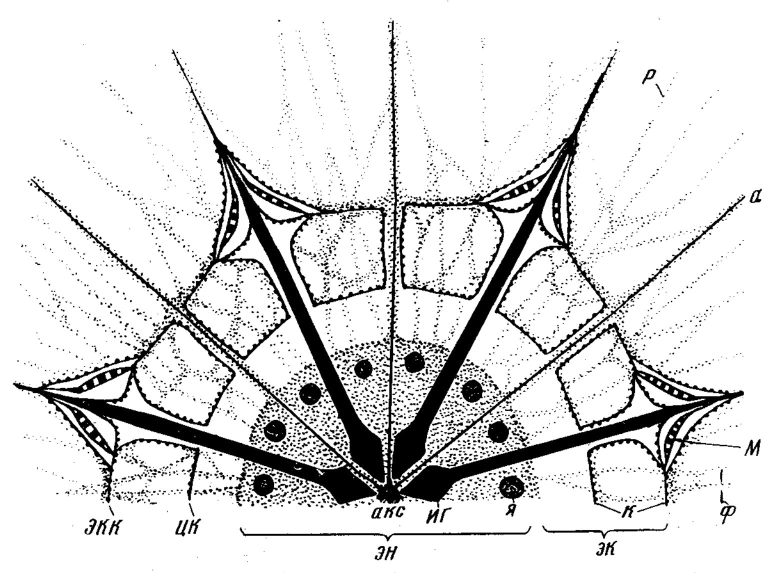


Рис. 56. Схема строения Acantharia (по Delrio, Merinfeld, 1965): *а* — аксоподии, *акс* — аксопласт, *иг* — иглы, *м* — мионемы, *к* — калимма, *р* — ризоподии, *ф* — филоподии, *эк* — эктоплазма, *экк* — эктоплазматический кортекс, *эн* — эндоплазма, *цк* — центральная капсула, *я* — ядро

Постоянными симбионтами многих радиолярий являются зооксантеллы (обычно динофлагелляты). В зависимости от их окраски скопления зооксантелл могут придавать цитоплазме радиолярий желтоватый или изумрудный оттенок.

МОРФОЛОГИЯ РАКОВИНЫ

Почти все радиолярии имеют аутогенный скелет, находящийся внутри цитоплазмы. Основная его функция — поддержание и расчленение как наружной поверхности клетки, так и внутренних органелл (ядра, центральной капсулы).

По химическому составу у полицистин и феодарий скелет на 98% построен из SiO_2 с незначительной примесью Mg, Ca, Al, Na. Панцири акантарий состоят из сернокислого стронция $SrSO_4$; они сразу растворяются после гибели особи.

Внешняя форма скелетов радиолярий поражает своим многообразием. Встречаются икосаэдры, додекаэдры, цилиндры, конусы, пропеллеры, треугольники. Исключительная сложность строения скелета и разнообразие его абриса определяются при-

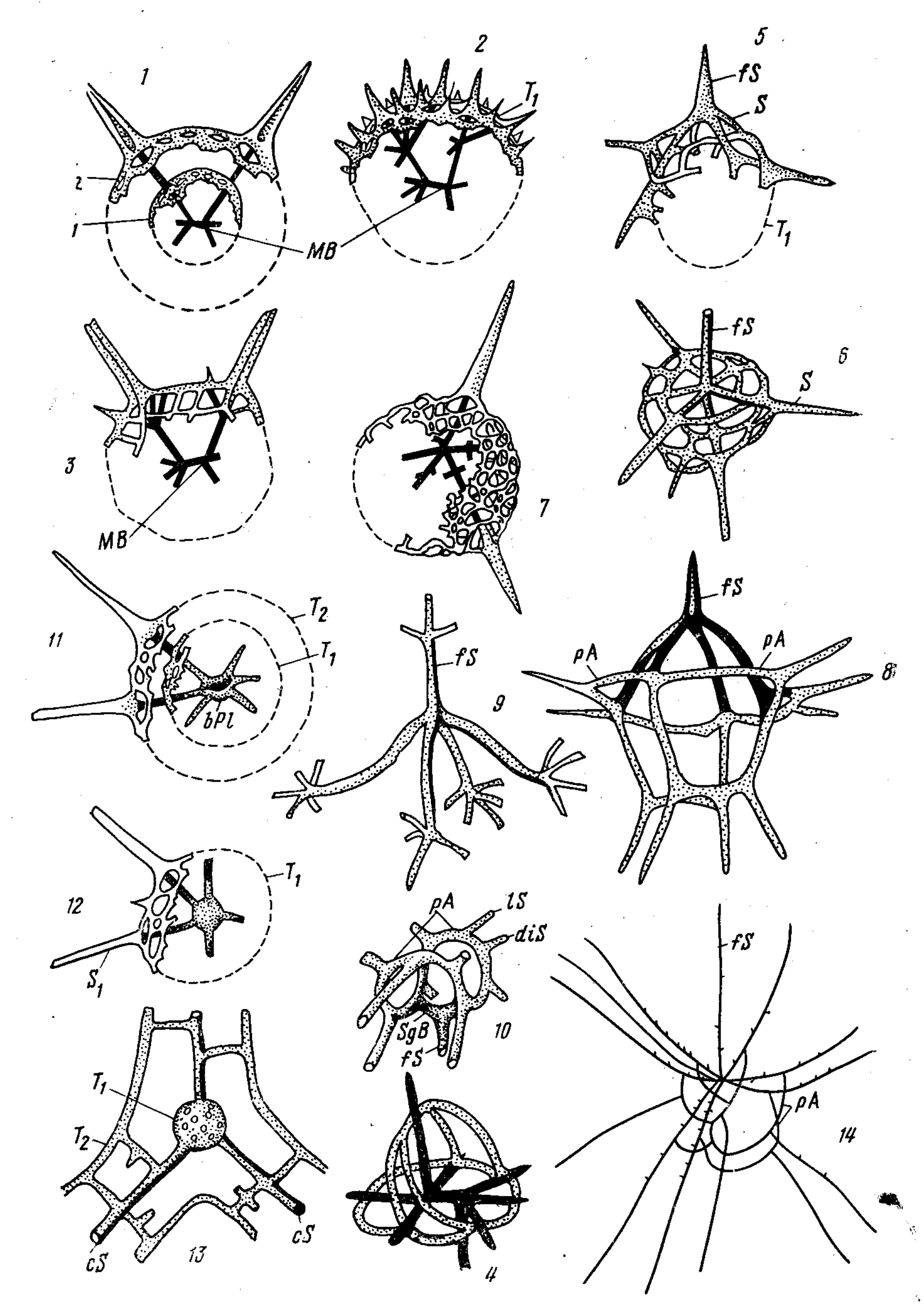


Рис. 57. Внутренние каркасы Polycystina: *1—4* — внутренние каркасы, имеющие срединную балку *MB*: *1* — шестилучевая неветвящаяся спикула внутри двух пористых оболочек (T_1 и T_2) у Entactinosphaera Foreman, девон, *2* — семилучевая ветвящаяся спикула внутри единственной оболочки (T_1) у Astroentactinia Nazarov, девон—пермь, *3* — то же у Polyentactinia Foreman, верхний девон — нижняя пермь, *4* — шестилучевая спикула и основные дуги у Nassellaria; *5—10* — иглы, расходящиеся из одного узла: *5* — шесть игл (*S*), включенных в гетерополярную раковинку (T_1), противопоставленные свободной *fS* игле у Pentactinocarpus fusiformis, триас, *6* — шесть игл (*S*), противопоставленные свободной (*fS*) игле у Secuicollacta cassa, силур; *7* — шесть ветвящихся игл, расходящихся от ацентрично расположенного центра у Haplentactinia armillata Nazarov, ордовик; *8* — четыре иглы, расходящиеся от одного узла и соединенные дугами (*pA*), противопоставленными одной свободной игле (*fS*) у Pentactinocorbus kozuri, триас; *9* — четыре ветвящиеся иглы противопоставлены игле (*fS*) у Palacantholiythus verticillatus, триас; *10* — свободная игла (*fS*) противопоставлена двум ветвящимся базальным перекладинам (*SgB*), соединенным дугами *pA*, от которых отходят диагональные (*diS*) и латеральные (*iS*) иглы у Porodiscidae, Tholonidae, Saturnalidae и др. (мезозой — современные); *11* — шесть игл, расходящихся от изогнутой пластинки (*bPl*), находящихся внутри двух пористых оболочек (T_1 и T_2) у Inanibigutta Nazarov, ордовик; 12 — шесть игл (S_1) расходятся от субсферической оболочки T_1 у Inanigutta Nazarov, ордовик; *13* — три иглы (*cS*) расходятся от субсферической T_1 оболочки, находящейся внутри трилопастной раковинки T_2 у Triactofenestrella nicolica, верхний карбон; *14* — семь игл, расходящихся от одного узла и соединенных дугами (*pA*), противопоставленными одной не ветвящейся свободной игле (*fS*) у Heliaster hexagonium, четвертичные (*1—3*, *7*, *9* и *11—13* — по Б. Б. Назарову, 1986; *4* — по М. Г. Петрушевской, 1971; *10* — по Г. Э. Козловой, 1967; *5*, *6*, *8*, *9* — по Dumitrica, 1968, 1985; *14* — по Hollande et Enjumet, 1960)

чудливыми сочетаниями радиальных и тангентальных образований. Радиальные элементы: 1) наружные трубки или иглы; 2) перекладины внутри скелета; 3) более сложные комплексы («руки», «крылья», «колонны» и т. п.), создающие придатки раковинки. Тангентальные: 1) замкнутые или незамкнутые пластины концентрически, спирально или линейно расположенные, прободенные порами или цельные; их часто называют оболочками, число их 1—10 и более; 2) отдельные перекладины или иглы.

Для скелета полицистин характерно наличие центральных, радиальных, тангентальных элементов.

Центральные элементы. Центральные скелеты из отдельных не соединенных радиальных игл, характерные для акантарий, у Polycystina неизвестны. Не ветвящиеся спикулы имеются у колониальных полицистин рода Rhaphidozoum, но они располагаются в эктоплазме тангентально.

Разветвленные многолучевые спикулы обычны у Collodaria и Albaillellaria. Их лучи отходят или от общего узла, или от срединной балки, соединяющей два узла ветвления игл. У рода Sphaerozoum таких игл в эктоплазме много. У других родов Polycystina такая спикула бывает одна (рис. 57), и находится она в эндоплазме. Вероятно, такое же строение и у палеозойских полицистин; число лучей у них часто не стабилизировано — от 4 до 6, иногда и более. У мезозойско-кайнозойских полицистин часто одна игла противопоставлена 3—4 другим (см. рис. 57, фиг. *5—10*). Среди кайнозойских Sphaerellaria тонкая спикула выражена у периаксопластических форм

(Hexastylus, Stigmosphaera, Cenosphaera), у Pylonidae, Porodiscidae и других форм, имеющих сложное спиральное строение средней части скелета, основная спикула включена в стенку внутренней камеры и различить ее трудно. У Nassellaria с крупным цефалисом (начальной камерой) (см. рис. 55, фиг. *4*) спикула видна хорошо, а в цефалисах диаметром менее 30 мкм она заметна не всегда, но положение лучей спикулы весьма однообразно: выделяется срединная балка *MB*, иглы *A*, *D*, *2L*, *Vert* и *2l*, создающие билатеральную конструкцию (см. рис. 57, фиг. *4*). Спикула может быть включенной в сагиттальное кольцо (см. рис. 55, фиг. *1*), перешнуровывающее центральную часть клетки насселлярий.

Другой вариант основного каркаса — это рамка из соединенных концами двух или трех перекладин, негомологичных лучам упомянутой спикулы. Такая рамка характерна для палеозойских полицистин (рис. 58, фиг. *1, 2*).

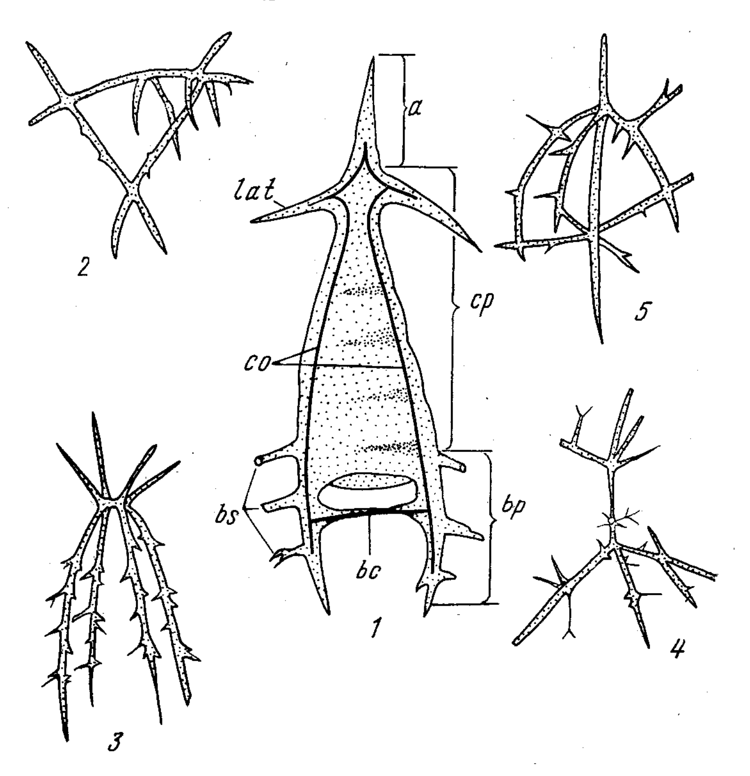


Рис. 58. Строение скелета некоторых билатерально-симметричных полицистин палеозоя: *1* — Albaillella: *a* — апикальная часть, *lat* — боковые крылья, *cp* — конусовидная часть, *bp* — базальная часть, *co* — колумеллы, *bs* — трабекулы, *bc* — внутренняя перекладина; *2* — три пересекающиеся иглы Ceratoikiscum vimenum; *3* — восемь игл Palaeoscenidium cladophorum; *4* — четыре-шесть игл с апофизами Palhindeolithinae; *5* — изогнутые и прямые иглы Campanuilithus falcatus (по Б. Б. Назарову, 1986)

Место расхождения игл спикулы может находиться близко к центру раковинки или ацентрично. Это определяет исходную симметрию скелета: или оси равнозначны, или выделяются одна ось и скелет гетерополярный. Наличие сагиттального кольца или рамки придает скелету черты билатеральной симметрии.

Центральный элемент скелета может быть представлен не спикулой, а полой пористой или непрободенной сферой или решетчатым многогранником, от которого расходятся радиальные иглы (у большинства сфереллярий). В этом случае иглы могут или расходиться по всем радиусам, или группироваться преимущественно в экваториальной плоскости или ближе к полюсам (см. рис. 57, фиг. *13*).

Не все радиальные иглы, отходящие от центрального элемента S_0, выходят наружу, создавая наружные придатки. Некоторые из них или даже все могут оставаться внутри скелета в виде внутренних радиальных перекладин.

Радиальные элементы. Торчащие наружу основные (или главные) радиальные иглы *S* по длине сопоставимы с основной раковинкой — десятки и сотни микрон. Дополнительные (или второстепенные *byS*) иголочки обычно отходят от пористой наружной поверхности раковинки (см. рис. 57, фиг. *2*), а не от внутреннего каркаса; длина их не более 10—25 мкм.

Предполагается, что исходными радиальными образованиями у радиолярий были трубки или полые иглы (рис. 59, фиг. *1—3*). Внутри трубок проходил цитоплазматический тяж или скелетный стержень. Скелетный стержень бывает соединен со стенками трубок отдельными перекладинами (рис. 60, фиг. *4*, *7*) или целостными пластинами (см. рис. 60, фиг. *3*). Стенки трубки могут быть сплошными (см. рис. 59, фиг. *1*), пористыми (см. рис. 59, фиг. *2*, *6*) или представлять собой рыхлую губчатую или кладогенную (см. рис. 60, фиг. *4*) ткань. Иногда трубки узкие, лишены скелетного стержня, имеют лишь канал, открывающийся или на конце трубки, или порами на сторонах (см. рис. 59, фиг. *3*). Радиальные иглы бывают и сплошные, без канала.

По форме радиальные иглы могут быть коническими (см. рис. 59, фиг. *7*), пирамидальными, цилиндрическими, уплощенными (см. рис. 60, фиг. *2*, *8*). На конце иглы бывают булавовидно утолщенными (см. рис. 59, фиг. *11*), заостренными, разветвленными. У некоторых экземпляров из планктона иногда видно, что заостренный кончик иглы имеет очень длинное волосовидное продолжение (см. рис. 59, фиг. *8*).

Поверхность игл и трубок может быть гладкой, бугристой, граненой, с бороздками и гребнями (см. рис. 59, фиг. *6*, *7*), с глубокими щелями (см. рис. 59, фиг. *6*), со спиральной нарезкой (см. рис. 59, фиг. *10*). По-видимому, развитие у цилиндрических игл углублений в проксимальной части, а затем и четко выраженных граней выгодно, поскольку такие иглы обеспечи-

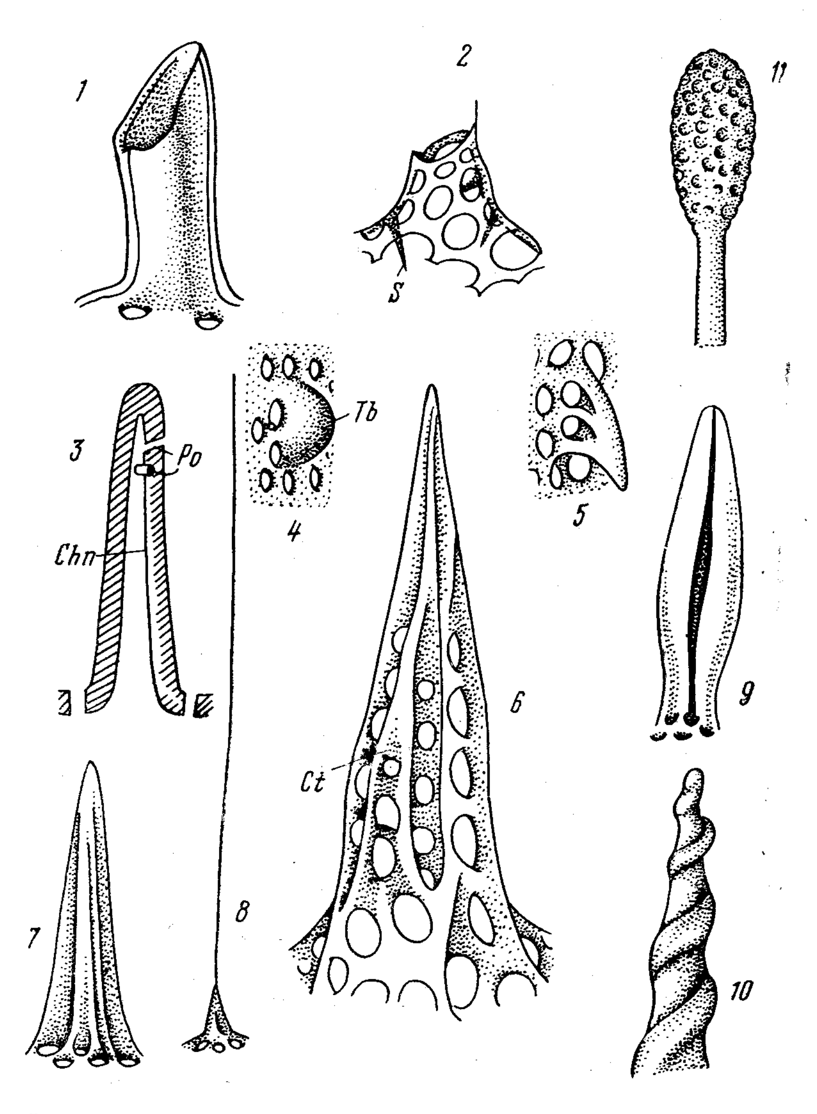


Рис. 59. Радиальные иглы, трубки и утолщения стенки раковинки Polycystina: *1* — трубка неправильной формы, не пронизанная порами; *2* — короткая трубка, пронизанная порами, наружный край несет небольшую терминальную иглу, внутрь раковинки от основания трубки идут иголочки (*S*); *3* — игла полая, с внутренним каналом (*Chn*), имеет поры (*Po*) на дистальном конце; *4* — бугор (*Tb*) в стенке раковинки, не прободенный порами; *5* — зубец в стенке раковинки, ориентированный продольно ее оси; *6* — полая в проксимальной и сплошная в дистальной части игла, полая часть прободена порами, поверхность с бороздками и гребнями (*Ct*); *7* — сплошная граненая игла; *8* — коническая игла с волосовидным кончиком; *9* — вздутая в средней части игла со щелевидными каналами, проходящими по поверхности вдоль оси иглы; *10* — игла со спиральной нарезкой на поверхности; *11* — булавовидно вздутая игла

вают ту же прочность, что и цилиндрические, но при меньшем расходе материала. Наиболее выгодны иглы, в сечении напоминающие букву *Y*, т. е. состоящие из трех спаянных одним ребром пластин (см. рис. 60, фиг. *5, 9*).

Основание иглы бывает непосредственно включено в стенку раковинки (см. рис. 59, фиг. *6, 7*), но могут развиваться и дополнительные перекладины (см. рис. 60, фиг. *10*), создающие как бы растяжки или подпорки, — тогда говорят о прободенном основании иглы.

Радиальные иглы часто ветвятся или беспорядочно, или с сохранением осевой иглы, или дихотомически (см. рис. 60, фиг. *1, 2*). Боковые отростки (апофизы) иглы могут иметь сходные с ней толщину и форму или отличаться от нее (см. рис. 60, фиг. *4*). Скелетную ткань, сформированную за счет ветвления отростков основных игл, называют кладогенной.

Тангентальные элементы. Радиолярии могут иметь однослойную или многослойную стенку раковины. Однослойная стенка часто представляет собой пластину, пронизанную порами. Неперфорированные пластины известны, но обычно в них есть, хотя бы редкие, полигональные поры (рис. 61, фиг. *1*). Толщина стенки от 1,5 до 10 мкм, редко меньше или больше. Иногда первоначально пористая стенка утолщается, поры в ней зарастают, оставляя только ямки псевдопор (см. рис. 61, фиг. *4*).

Поры имеют диаметр 3—20 мкм. Они разделены межпоровыми перекладинами шириной 3—10 мкм, но иногда встречаются очень тонкие пластины с порами 0,2—1 мкм (рис. 62, фиг. *4, 5*). Межпоровые перекладины могут быть ровными, повсеместно почти одинаковой толщины (гиалиновая стенка), или утоньшенными по краям с утолщениями посередине. Эти утолщения создают как бы рамку вокруг поры (рис. 63, фиг. *4*). На срезах межпоровые перегородки выглядят столбиками разной формы. На пересечении упомянутых утолщений часто возникают бугорки избыточного кремнезема (см. рис. 60, фиг. *6*; рис. 61, фиг. *3*). Именно от таких бугорков отходят дополнительные иголочки.

Форма пор округлая, эллиптическая, полигональная, иногда даже фестончатая с изрезанными краями, субквадратная (см. рис. 63). В сечении поры могут быть цилиндрическими, коническими, воронковидными.

Расположение пор бывает беспорядочным, если поры разной величины и формы и/или расположены на разных расстояниях. Расположение пор может быть упорядоченным, при этом оно часто напоминает шахматную доску или пчелиные соты (см. рис. 63, фиг. *4, 5*). Продольные или поперечные ряды пор иногда вырисовываются более отчетливо потому, что стенки между рядами шире и/или толще, чем между порами в одном ряду. Тогда говорят о продольном или поперечном расположении пор (см. рис. 61, фиг. *5, 6*).

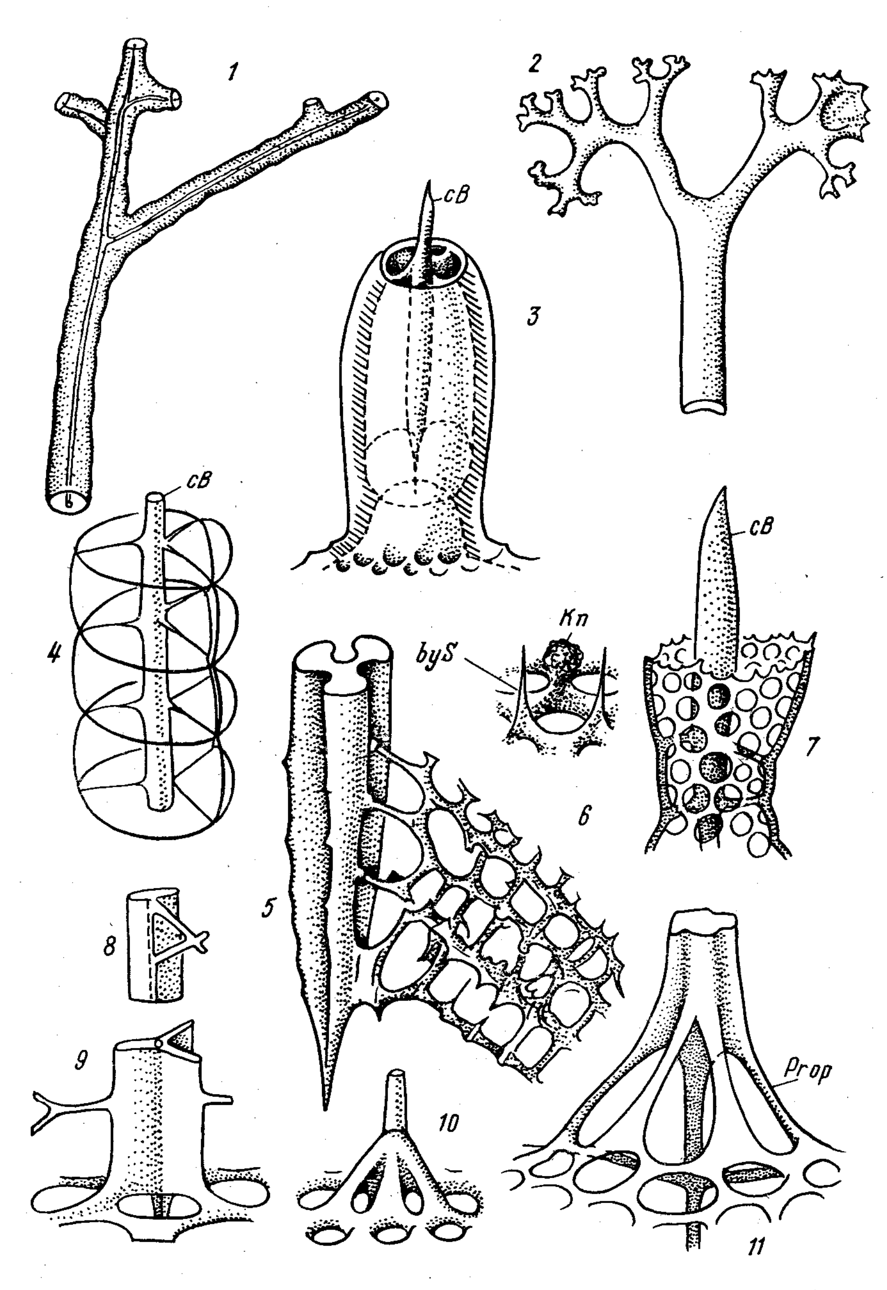


Рис. 60. Радиальные иглы, их ветвление и соединение с остальным скелетом у Polycystina: *1* — субцилиндрическая, бугристая, неупорядоченно ветвящаяся игла; *2* — дихотомически, но не совсем упорядоченно ветвящаяся, заканчивающаяся бугорчатыми утолщениями, несколько уплощенная игла; *3* — не пронизанная трубка с центральным стержнем (*cB*), соединенным со стенками трубки изогнутыми пластинками; *4* — центральный цилиндрический стержень (*cB*); *5* — трехлопастная игла с апофизами, включенными в породисцидную ткань; *6* — пористая стенка, от узлов межпоровых перегородок которой отходят дополнительные иголочки (*byS*) и утолщенный бугорок (*Kn*); *7* — пористая трубка, создающая манжет вокруг цилиндрического центрального стержня (*cB*), соединенного со стенками трубки отдельными неупорядоченными перекладинами; *8* — плоская игла с апофизами, соединяющимися друг с другом; *9* — трехгранная игла с боковыми апофизами; *10* — пирамидальное утолщение стенки, пронизанное порами; *11* — неправильная в сечении игла, основание которой укреплено растяжками *Prop*

Виды скелетной ткани. Кроме описанной простой неперфорированной или пористой стенки выделяется сетчатая, если перекладины не шире, чем ячеи между ними, и связаны в целостную сеть. Сеть может быть одно- или многослойной (см. рис. 61, фиг. *7*; рис. 63, фиг. *3*). В сети обычно различаются более толстые перекладины, ограничивающие ячеи больших размеров, в которых находятся более тонкие перекладины, разграничивающие более мелкие ячеи. Форма ячей — угловатая, полигональная. Решетчатыми называют такие скелеты, которые состоят из немногих толстых перекладин (см. рис. 63, фиг. *6*).

Крупные поры, просветы в раковинке, ее устье могут быть затянуты тонкими ажурными сеточками или пористыми пластинками. Эти сеточки как бы вставлены в края поры или устье или прикрывают их сверху как колпачком (см. рис. 63, фиг. *4—6*). Тонкие пластины с мелкими порами могут развиваться и вплотную к более грубой пористой пластинке (см. рис. 62, фиг. *2*, *4*, *5*), губчатому остову или на дополнительных иглах (см. рис. 63, фиг. *7*).

Многослойные скелеты иногда представляют собой массивные стенки, пронизанные сложными каналами (см. рис. 61, фиг. *3*). Размеры и расположение пор на одной стороне могут отличаться от таковых на другой. Увеличение просветов пор и каналов и нарушение упорядоченности их расположения приводят к возникновению губчатых (рис. 64, фиг. *3*, *5*) оболочек.

Многослойные скелеты не всегда оставляют свободной внутреннюю полость, но часто скелет представляет собой не полую раковинку, а сплошную объемную решетку. В зависимости от геометрической формы и расположения скелетных перекладин и просветов между ними выделяют породисцидную, псевдоаулофаковую и губчатую ткани или структуры.

Породисцидная структура характеризуется сплющенными концентрическими пористыми пластинами, соединенными радиальными перекладинами, длина которых около 10—20 мкм (см. рис. 60, фиг. *5*; рис. 62, фиг. *2*).

Псевдоаулофаковая структура состоит из радиальных и тангентальных перекладин примерно одинаковой длины и толщины, соединяющихся между собой на расстоянии около

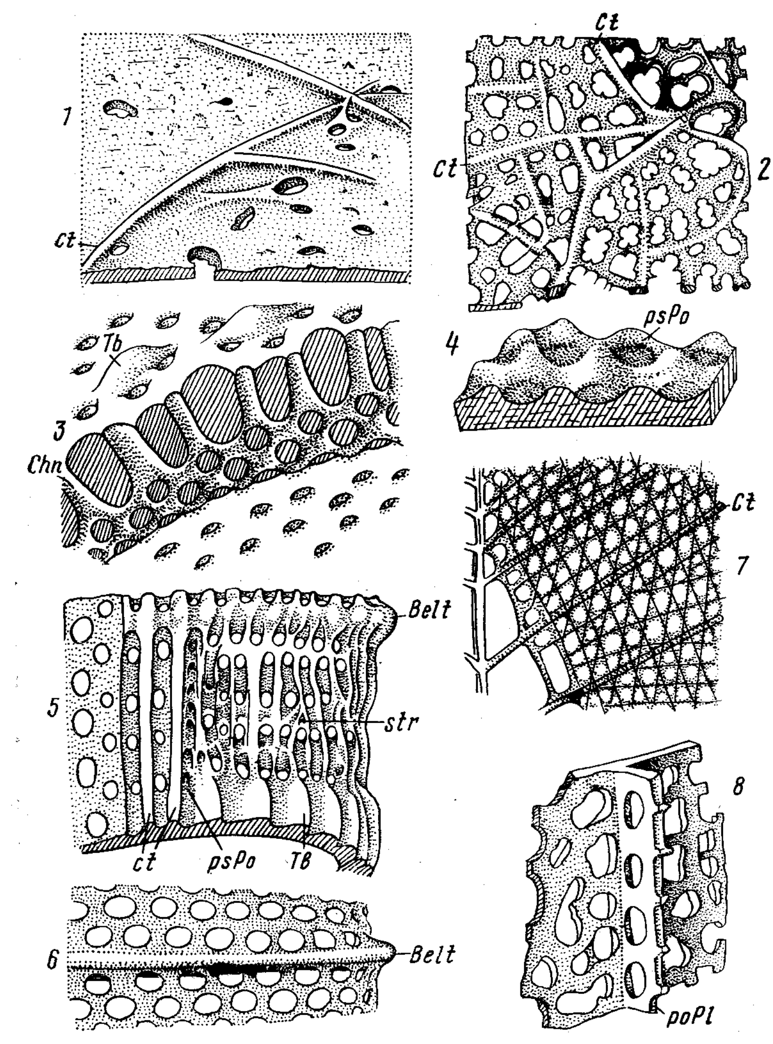


Рис. 61. Утолщения в стенках раковинок Polycystina: *1* — пластина, почти не пронизанная порами, на наружной поверхности видны прямые, изредка пересекающиеся спикулы (*Ct*); *2* — полигональные и неправильной формы поры (слева — простые, справа — фестончатые), разделенные сетью утолщенных гребней (*Ct*) разной толщины; *3* — стенка, пронизанная сложными каналами (*Chn*), на наружной поверхности имеются бугры (*Tb*), пронизанные порами; *4* — не пронизанная порами стенка, имеются лишь ячейки псевдопор (*psPo*); *5* — пористая стенка, в которой выделяются продольные и(или) поперечные ряды пор, ямки псевдопор (*psPo*), струйчатая поверхность (*str*); продольные бороздки (*ct*) и утолщения, создающие отдельные бугры (*Tb*), не пронизанные порами, сливающиеся (наверху) в поперечный валик (*Belt*); *6* — стенка с порами, расположенными поперечными рядами, с поперечным наружным ребром (*Belt*); *7* — сеть из упорядоченно расположенных пересекающихся перекладин (*Ct*), являющихся апофизами основной иглы; *8* — стенка с неправильными беспорядочно расположенными порами, от которой поднимается поровая пластина (*poPl*)

Рис. 62. Многослойные и однослойные скелетные образования у Polycystina: *1* — паутинная ткань (*arachn*) на основе относительно длинных тонких дополнительных иголок (*byS*); *2* — слева породисцидная, справа — псевдоаулофаковая ткань, отверстия могут быть закрыты тонкими поровыми пластинами (*pOPl*); *S* — радиальные иглы, *radB* — радиальные перекладины; *3* — псевдоаулофактовая ткань (слева), переходящая (справа) в губчатую, *Kn* — узлы на поверхности; *4* — губчатая ткань, покрытая сверху пористой пластиной мантии (*poPl*); *5* — пластина с крупными порами, покрытая очень тонкой пластиной (*poPl*); *6* — кладогенная рыхлая ткань, соединенная с радиальной иглой (*S*) апофизами (*Aph*); *7* — рыхлая пластинка с отдельными порами; *8* — однослойная полигональная сеть

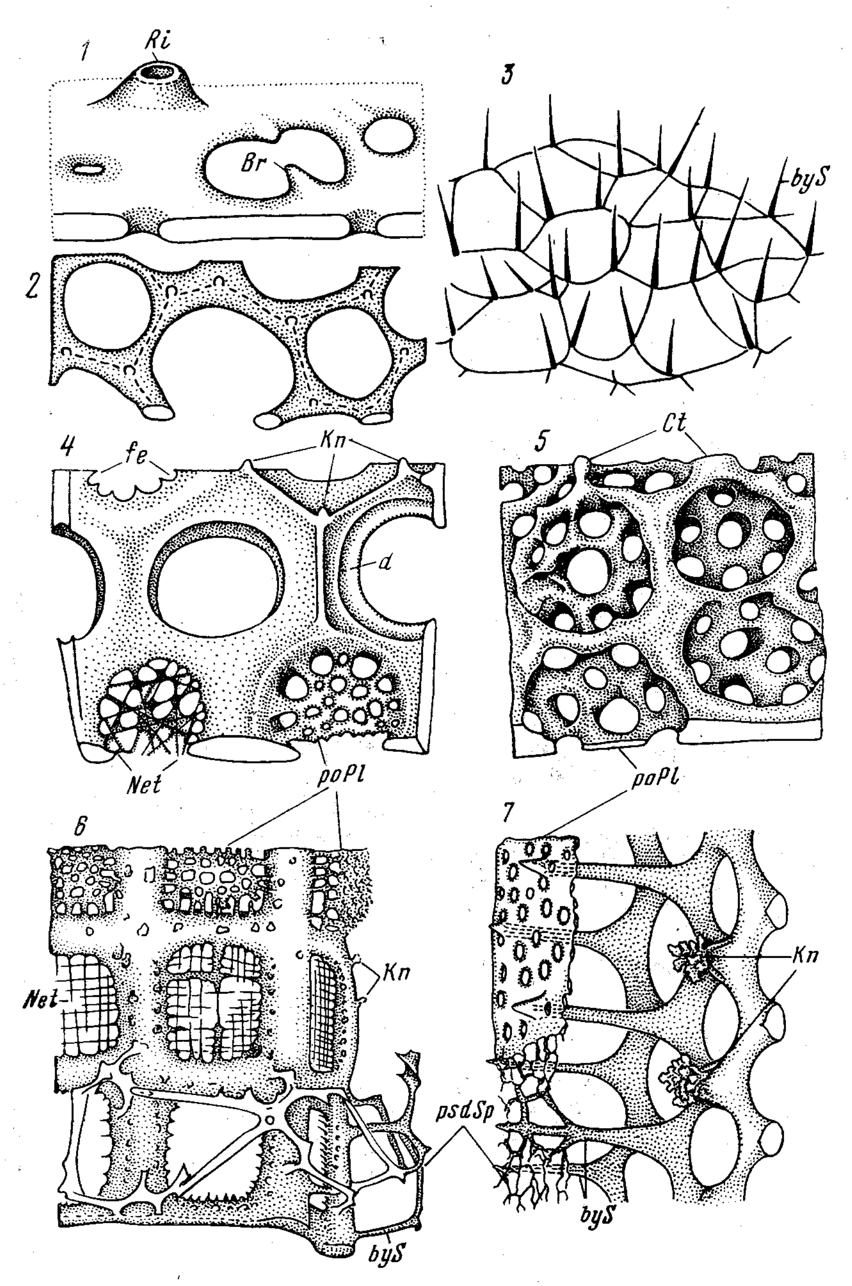


Рис. 63. Пористые стенки скелета Polycystina: *1* — гиалиновая стенка с редкими округлыми порами, зарастающими по типу «мостика» (*Br*) или ободка (*Ri*); *2* — стенка с крупными округлыми порами разного размера, разделенными узкими тонкими перекладинами с небольшими гребнями и бугорками на их поверхности; *3* — тончайшая сеть из полигональных ячей, от узлов сети отходят дополнительные иголочки (*byS*); *4* — фестончатые (*Fe*) поры, поры с двойным контуром (*d*), поры, затянутые сеточкой (*Net*), вставленной в просвет поры, или пористой пластинкой (*poPl*), вздутой над порой, гексагонально обрамленные поры с бугорками (*Kn*) в точках пересечения гребней обрамления; *5* — пористая стенка, поделенная сетью утолщений (*Ct*) на почти равные ячейки, в которые вставлены пористые сравнительно тонкие пластинки (*poPl*); *6* — ортогональная решетка из продольных ребер и поперечных колец, с бугорками (*Kn*) и дополнительными иголочками (*byS*) на поверхности; просветы решетки затянуты или тонкой сеточкой из прямых тончайших перекладин (*Net*), или тонкими пористыми пластинами (*poPl*) с бугорками на поверхности; *psdSp* — псевдогубчатая оболочка; *7* — пористая стенка с округлыми одинаковыми порами; *Kn* — бугорки, *byS* — дополнительные иголочки, *poPl* — пористая пластина, *psdSp* — псевдогубчатая оболочка

10 мкм (см. рис. 62, фиг. *2*, *3*). В местах соединения перекладин имеются утолщения в виде бугорков.

Настоящая губчатая ткань (сем. Spongodiscidae) различима тогда, когда и радиальные и тангентальные перекладины имеют разные длину и толщину и располагаются неупорядоченно, образуя ячеи разного диаметра (3—20 мкм) и разной формы, лежащие в разных плоскостях (см. рис. 62, фиг. *3*, *4*; рис. 65, фиг. *2*). Кладогенная губчатая ткань образуется за счет ветвления боковых отростков хорошо выраженных основных радиальных игл (см. рис. 62, фиг. *6*; рис. 64, фиг. *4*), и скелет представляет собой сложное сплетение изгибающихся волокон. Она известна со среднего девона. У кайнозойских видов перекладины кладогенной ткани обычно тоньше, чем у палеозойских, а ячеи большего диаметра (до 50 мкм), т. е. ткань более ажурная, чем обычная губчатая.

Псевдогубчатая ткань тоже известна с девона. Она возникает на некотором расстоянии (10—15 мкм) от основной пористой раковинки и поддерживается за счет ветвления дополнительных иголочек. Перекладины не упорядочены, расположены в 1—3 слоя (см. рис. 63, фиг. *7*; рис. 64, фиг. *4*). В образовании псевдогубчатой ткани могут принимать участие также и оторочки пор, и основные иглы. У кайнозойских форм псевдогубчатая ткань (см. рис. 63, фиг. 7) отличается тем, что она не бывает многослойной, а ячеи в ней мельче (1—5 мкм), чем в губчатой или кладогенной ткани. Сплетение прямых паутинных нитей, натянутых на дополнительных иголочках наподобие телеграфных проводов, называют паутинным (см. рис. 62, фиг. *1*; рис. 64, фиг. *2*). Ячеи паутинной ткани 1—20 мкм в поперечнике.

У Sphaeroidea иногда различаются периферические, или кортикальные (Cortical shells), и центральные, или медуллярные (medullar shells), оболочки (см. рис. 65, фиг. *5*). Несколько таких концентрических вложенных одна в другую оболочек (см. рис. 65, фиг. *2*) отличаются от породисцидной ткани: 1) удаленностью каждой отдельной оболочки от заключенной внутри нее не менее чем на 20—30 мкм; 2) сравнительно небольшим числом радиальных перекладин; 3) целостностью и почти сфе-

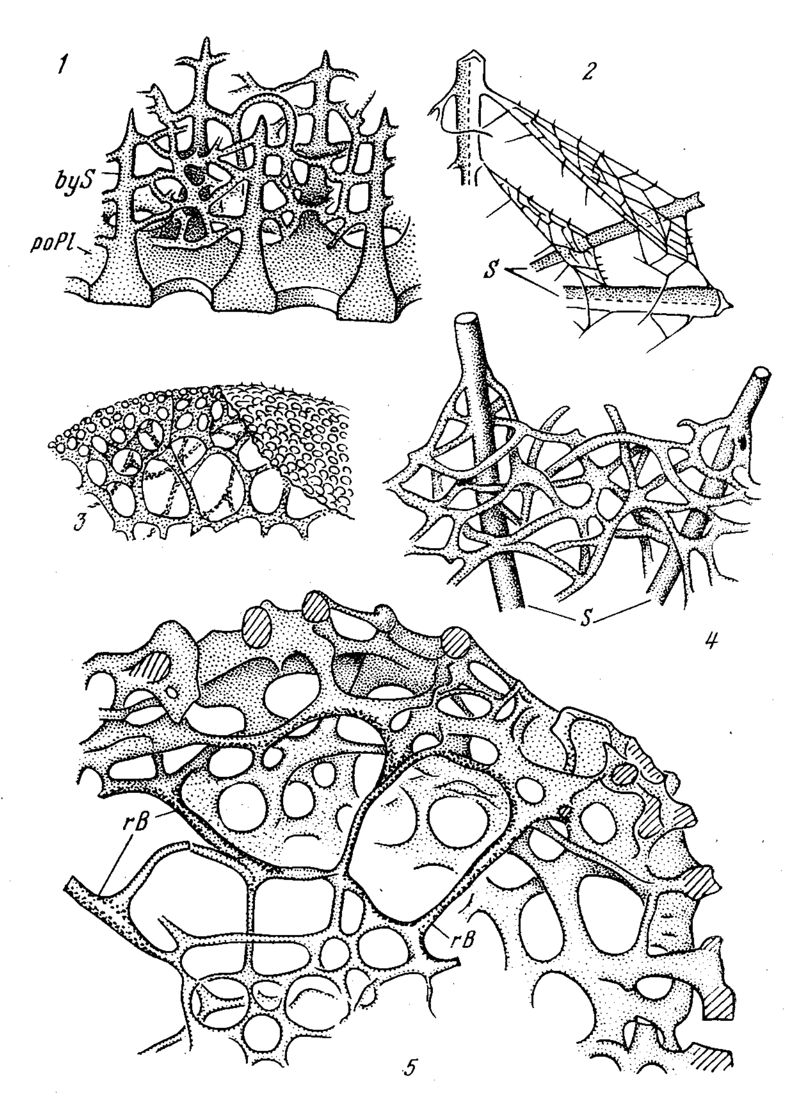


Рис. 64. Соединение радиальных и тангентальных скелетных образований у Polycystina: *1* — псевдогубчатая скелетная ткань, отходящая от дополнительных иголок (*byS*), на пористой пластинке (*poPl*); *2* — паутинная ткань, натянутая на граненых радиальных иглах (*S*); *3* — губчатая ткань с уменьшающимися к поверхности ячеями; *4* — кладогенная ткань, соединяющая цилиндрические радиальные иглы (*S*); *5* — центральная масса и наружный губчатый слой, соединенные радиальными перемычками (*rB*)

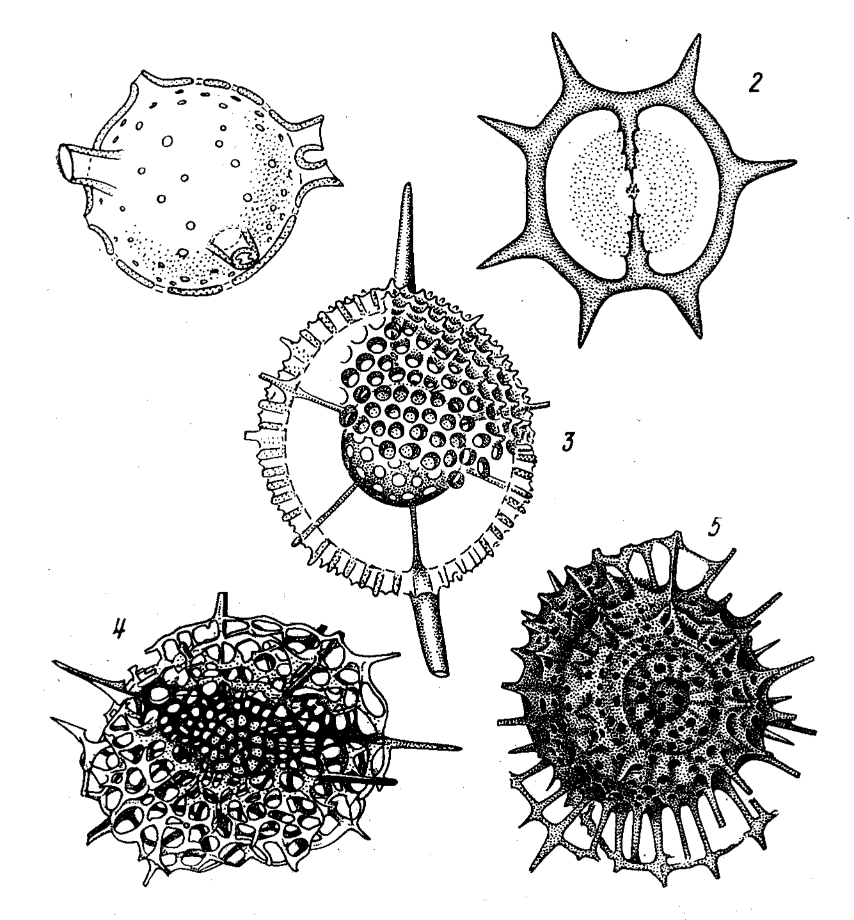


Рис. 65. Скелеты Polycystina: *1* — Siphonosphaera tenetra Brandt., сем. Collosphaeridae; *2* — Deflandrum sp., сем. Saturnalidae; *3* — Stylosphaera hispida Ehr., сем. Actinommidae; *4* — Spongotrochus glacialis Popofsky, сем. Spongodiscidae; *5* — Lithelius nautiloides Popofsky, сем. Litheliidae *1*, *3*, *4*, *5* — современные; *2* — юра, по D. Wever, 1984

рической формой каждой оболочки. Кайнозойские Lithelioidea (см. рис. 65, фиг. *3*) и некоторые другие субсферические спиральные формы занимают в этом отношении промежуточное положение. Местами редуцированные трехмерные оболочки, сведенные до узких лент или поясов, характерны для Pylonidae.

Обычным элементом скелета Polycystina являются камеры размером около 3—30 мкм. Они разделяются радиальными и тангентальными перекладинами и/или пористыми пластинами. Форма камер чаще субсферическая, повторяющая обычную форму вакуолей цитоплазмы. Камеры могут быть расположенными в один слой или в несколько, концентрически (сем. Porodiscidae; рис. 66; Pseudoaulophacidae), спирально (Lithe-

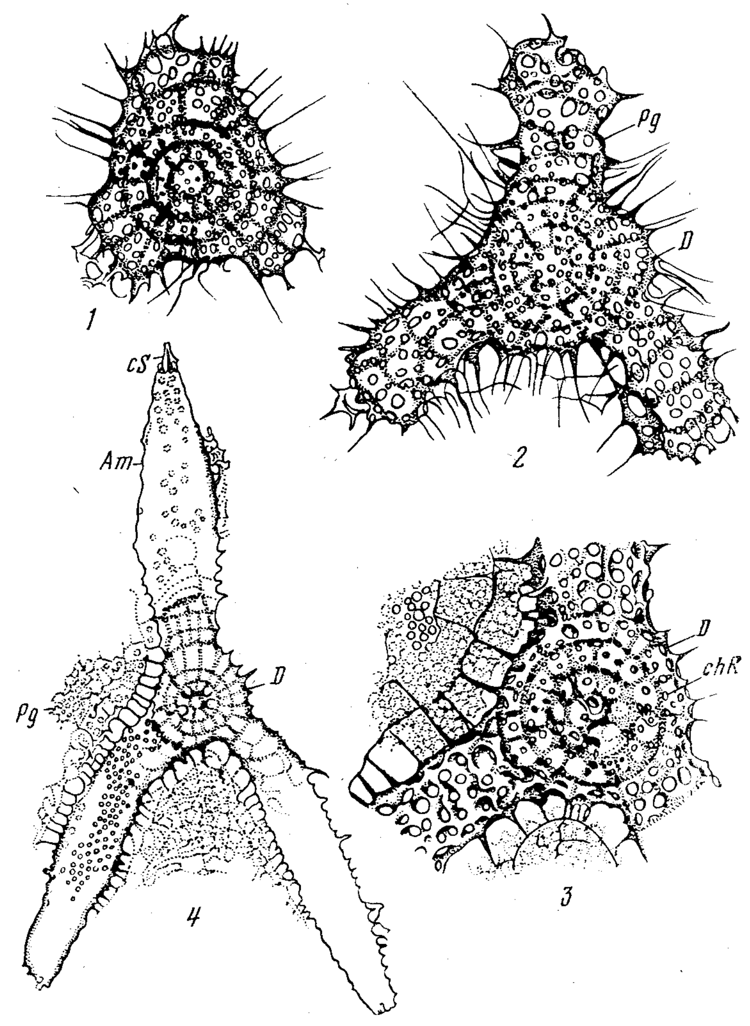


Рис. 66. Euchitonia elegans (Ehr.), сем. Euchitoniidae, Polycystina. Современный планктон (по М. Г. Петрушевской, 1971): *1*, *2* — ранние стадии роста скелета; *3* — центральная часть взрослого экземпляра (увеличение то же, что и *1*, *2*); *4* — общий вид (при меньшем увеличении); *cS* — центральная игла, *D* — центральный диск, *chR* — камерные кольца, *Am* — рука, *Pg* — патагий

liidae; см. рис. 65, фиг. *3*), линейно (Nassellaria; см. рис. 65, фиг. *4*), беспорядочно (Spongodiscidae; см. рис. 65, фиг. *2*).

Центральная сфера, или многогранник, Sphaerellaria, от которого расходятся основные радиальные иглы, — это одна из рассматриваемых камер. Цефалис насселлярий — это первая камера их гетерополярного скелета, обычно замкнутая с або-

рального полюса и отгороженная от следующей камеры — торакса — срединной балкой MB многолучевой спикулы, находящейся внутри скелета (см. рис. 55, фиг. *4*). За тораксом следуют абдомен и другие «сегменты», последние камеры разделены только наружными пережимами стенки и/или внутренними валиками (или септами).

Устье, имеющееся у насселлярий, располагается на последней камере. Оно может быть оформлено валиком и/или зубцами, иногда оно вытянуто в трубку (пилому или перистому). Устье у других видов Nassellaria в течение всей жизни особи остается открытым и неоформленным или в конце роста мешкообразно замыкается.

В многослойных скелетах Sphaerellaria устье может иметь вид воронки или трубки, проходящей внутри скелетной ткани; его тоже называют пилома. Его край бывает оформлен зубцами или иглами.

Рассматривая изменение скелетных образований полицистин в течение фанерозоя, нельзя не отметить явление полимеризации: увеличение числа оболочек, камер, радиальных игл, пор. Тенденция к полимеризации начала проявляться уже в палеозое и особенно ярко выражена у мезозойских радиолярий. В кайнозое заметны и противоположные изменения — уменьшается число камер, перекладин, наблюдается стабилизация их положения и размеров, а также общее упрощение и облегчение скелета, т. е. выражен процесс олигомеризации.

Скелет феодарий и акантарий имеет некоторые особенности. Феодарии обладают полыми радиальными элементами и ячеистыми тангентальными. Наиболее примитивный тип строения скелета состоит из отдельных игл, лежащих свободно или соединенных друг с другом в центре. У некоторых семейств одновременно развиты и радиальные и тангентальные иглы, причем иглы могут разветвляться, иметь апофизы, мутовки и т. д. У других групп феодарий развиваются самые разные скелеты: ажурные сетчатые или целостные раковинки, субсферические радиально-симметричные (рис. 67) или слабо перфорированные кувшинчики, скелеты в виде билатеральных створок, напоминающие раковины двустворчатых моллюсков, и т. д.

У акантарий скелетную основу всегда составляют 20 радиальных или 10 диаметральных сплошных игл, пронизывающих всю цитоплазму и соединяющихся в центре по конфигурации Мюллера (см. рис. 56). Кроме простого астроидного (звездчатого) скелета из одних игл у акантарий известны решетчатые раковины (панцири), образующиеся в результате срастания апофизов радиальных игл. Иногда 2 или 4 иглы развиты лучше прочих, это создает удлиненные или сплющенные формы.

У феодарий в саркодиктиуме закладывается зачаток скелетной «мягкой» иглы в виде вытянутой вакуоли. Она постепенно окремневает, оставляя внутреннюю полость.

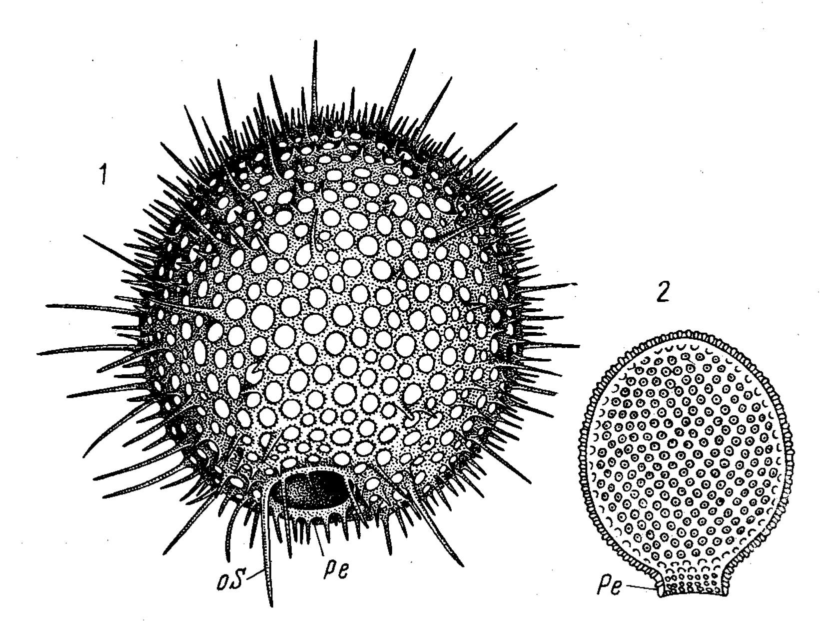


Рис. 67. Представители Phaeodaria: *1* — Castanissa megastoma, современный планктон (по В. В. Решетняк, 1966); *2* — Challengeria paleogenica, верхний эоцен (по М. Г. Петрушевской, В. В. Решетняк, 1979); *oS* — оральные иглы, *Pe* — перистом

У современных полицистин рост скелета идет быстрее и стадии «мягкой иглы» у них нет. Окремнение сводится к откладыванию (на силиколеммах) в специальных вакуолях гранул кремния размером в доли микрона. Затем гранулы сливаются в сплошную скелетную массу; в дальнейшем происходит постепенное наслаивание скелетного материала. У современных полицистин различают три способа нарастания скелетов. Первый — ретикулярный, когда мелкоячеистая матрица будущей скелетной оболочки окремневает не сразу и долго заметна. Затем перекладины окремневают и сливаются, заполняя мелкие ячеи; оставшиеся поры имеют разные размеры и форму. Второй — симультанный, или способ ободка, когда матрица будущей скелетной оболочки быстро окремневает, оставляя редкие округлые поры. Третий способ — постепенный. Общей матрицы нет, формируются почти прямые перекладины, затем они удлиняются, соединяются друг с другом мостиками, образуя сетчатую оболочку с многочисленными порами разных размеров и формы. Все три способа могут наблюдаться у одной особи на разных стадиях онтогенеза. Во всех случаях в дальнейшем происходит утолщение стенки, края пор нарастают вовнутрь, закругляются и диаметр пор сужается.

При индивидуальном развитии особей насселлярий часто сначала закладывается основная спикула, затем прилегающие

к ней дуги и стенки цефалиса; иногда сразу весь цефалис или даже цефалис и торакс. У отдельных видов на такой стадии происходит как бы некоторая остановка, и последующие сегменты возникают позднее один за другим постепенно. У других видов одновременно формируются 3—4 сегмента и только последующие камеры растут постепенно. Развитие может доходить до образования оформленного устья или рост скелета обрывается раньше. Ранние стадии многосегментных насселлярий были описаны Э. Геккелем как самостоятельные виды и отнесены к иным, чем взрослые, семействам. Центральная капсула насселлярий постепенно разрастается и заполняет не только цефалис, но и торакс и даже последующие отделы.

У сфереллярий первыми возникают центральные скелетные оболочки, которые бывают исключительно тонкими. В зависимости от того, крипто-, центро- или периаксопластическая эта группа, скелет формируется в ядре или вне его. Центральная капсула у ювенильных особей сферическая. Последующие скелетные оболочки закладываются позднее, с возрастом они утолщаются. Центральная капсула, разрастаясь, становится лопастной; она захватывает все большее число оболочек, начиная от центра, и они из внекапсульных превращаются во внутрикапсулярные. Нарастание сложных лопастных скелетов также идет от центра (см. рис. 66). Рост многослойных скелетов может заканчиваться образованием на поверхности мелкопористой пластины так называемой мантии.

РАЗМНОЖЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, ПОЛИМОРФИЗМ РАКОВИНЫ

Акантарии. На ранней стадии развития они обладают только одним (первичным) ядром. Развитие скелета, калиммы, аксоподиальной системы происходит на первых этапах их онтогенеза. По мере роста первичное ядро многократно делится, и образовавшиеся многочисленные (до 1000) генеративные ядра мигрируют к периферии эндоплазмы, где располагаются в 2—3 слоя. Процесс бесполого размножения путем деления надвое отмечен лишь у некоторых примитивных форм. Для акантарий характерен спорогенез, которому предшествует инцистирование. Образуются тысячи спор (или изогамет?) размером от 2 до 10 мкм; судьба спор неизвестна. Цисты размножения имеют раковинки, сильно отличающиеся от скелетов вегетативных форм.

Феодарии. Вегетативные стадии одноядерны (моноцистидные формы). Исключение составляют представители трех семейств, в центральной капсуле которых обычно бывает по два ядра.

Почти у всех феодарий при бесполом размножении вслед за делением ядра деление центральной капсулы осуществляется перешнуровкой, затем дочерние особи полностью разъединяются. Если разделения капсул не происходит, то возникают

двух- и четырехкапсульные особи, что можно рассматривать как путь к образованию колоний, поскольку развитие колоний обычно является результатом недоведенного до конца агамного процесса. Кроме того, у феодарий известен спорогенез, трактовка которого вызвала дискуссию между К. Греллом и Жаном Кашоном, Моникой Кашон.

Полицистины. Жизненный цикл этой группы радиолярий изучен благодаря исследованиям французских протозоологов. Особенно это относится к коллодариям. В ядре вегетативной стадии Collodaria находится большое число тонких сильно деспирализованных хромосом; оно полиплоидно; степень плоидности определяется в 40—60 *n* (1 гаплоидный набор хромосом).

У Collodaria установлен спорогенез, ведущий к образованию одинаковых спор (изоспор); споры снабжены жгутиками и кристаллоидами. Процесс формирования спор двух сортов (анизоспорогенез), который описывался раньше как элемент жизненного цикла этих радиолярий, оказался размножением паразитических динофлагеллат, и представление о том, что у Collodaria могут быть два типа спорогенеза, не подтвердилось. Наблюдаемое деление ядра при сохранении ядерной оболочки И. Б. Райков (1976) трактует как закрытый плевромитоз; подобный механизм митоза широко распространен у прочих радиолярий, у фораминифер и динофлагеллат. Хромосомный цикл пока не известен ни для Collodaria, ни для насселлярий и сфереллярий.

Некоторые виды колониальных радиолярий, описанные как самостоятельные, представляют собой стадии размножения одиночных видов; иными словами, одиночная и колониальная стадии могут чередоваться. В колонии Collosphaera collina среди массы одинаковых субсферических раковинок присутствовали отдельные скелеты совсем иной звездчатой формы. Они всегда были в колониях этого вида и никогда в колониях близких видов и родов; не исключено, что эти клетки — основательницы колоний. Обычно в колониях все раковинки похожи друг на друга, как монеты. Правда, около 5% имеют следы нарушения развития: они или значительно мельче прочих, или крупнее, имеют эллипсоидальную или гантелевидную форму и т. п. Кроме того, почти в каждой колонии от 1 до 10% скелетов имеют резкие отличия, не предусмотренные диагнозом данного вида и отсутствующие у 90—99% особей. Такие морфотипы можно было бы рассматривать как проявление полиморфизма вида, но неизвестно, насколько они жизнеспособны.

Есть сообщение, что некоторые виды феодарий имеют 2 формы, различающиеся деталями строения скелета и обитающие совместно в планктоне. Однако пока жизненные циклы остаются не изученными, причины наблюдаемого полиморфизма феодарий не ясны.

ИСТОРИЯ РАЗРАБОТКИ КЛАССИФИКАЦИИ

Система высших таксонов радиолярий была создана еще в прошлом столетии исследованиями Й. Мюллера, Э. Геккеля, Р. Гертвига. Она основывалась на положении скелета в клетке, строении ядра, центральной капсулы и расположении в ней отверстий, которые (как выяснилось не так давно) отражают строение нуклеоаксоподиального комплекса в клетке. Изучение радиолярий методами электронной микроскопии, проведенное в 60—80-е годы нынешнего века, значительно изменило представления об этих простейших, но не коснулось выделения таксонов высокого ранга: Acantharia, Phaeodaria, Collodaria, Nassellaria, Spumellaria (Sphaerellaria) различаются как хорошо обособленные группы. В. А. Догель и другие отечественные исследователи рассматривали эти группы, а также Sticholonchea как равнозначные отряды подкласса Radiolaria, класса Sarcodina, в который входили еще подклассы Rhizopoda — корненожки и Heliozoa — солнечники.

Однако В. Т. Шевяков в 1926 г., детальнейшим образом пересмотревший систематику акантарий, за ним П. Энрикес, Ж. Трегубов, Жан Кашон и Моника Кашон, М. Г. Петрушевская, В. В. Решетняк, учитывая особенности Acantharia, выделяют их в отдельный класс (или таксон еще более высокого ранга), противопоставляя их всем остальным радиоляриям — Polycystina (Spumellaria+Nassellaria) и Phaeodaria.

Международный комитет союза протозоологов по систематике и эволюции в 1980 г. в пределах типа Sarcomastigophora выделяет надкласс Actinopoda Calkins, 1909, состоящий из четырех классов: Acantharea Haeckel, 1881; Polycystinea Ehrenberg, 1838; Phaeodaria Haeckel, 1879 и Heliozoea Haeckel, 1866 (к Heliozoea отнесены Sticholonchea-Taxopoda); таким образом, название Radiolaria, широко используемое в геологии и палеонтологии, вообще выпадает из классификации Protozoa. Аргументированные возражения против исчезновения названия Radiolaria высказаны А. И. Жамойдой и другими исследователями, и, несмотря на предложения комитета, название радиолярии (Radiolaria) по-прежнему широко используется.

В настоящее время известно несколько различных вариантов детальной классификации радиолярий. Это прежде всего классическая система Э. Геккеля, опубликованная в 1887 г., и ряд ее модификаций, предложенных в 1954 г. А. Кемпбеллом, А. В. Хабаковым, А. А. Стрелковым и Р. Х. Липман, Д. М. Чедия в 1959 г., Р. Х. Липман в 1975, 1979 гг. Простота, видимая стройность и логичность классификации Э. Геккеля импонируют многим. Однако именно эта стройность не адекватна эволюционному процессу, и система даже приближенно не отражает естественные взаимоотношения отдельных групп. Основным методическим упущением явилось выделение таксонов не на комплексе признаков, а на одном, произвольно выбранном,

причем часто используются аналогичные образования, а не подлинные гомологи.

Совершенно на иных принципах построена система Polycystina, разработанная А. Голландом и М. Анжюме, Ж. Кашоном и М. Кашон и М. Г. Петрушевской. В ее основе лежат исследование онтогенеза клетки, электронно-микроскопическое изучение ядра, аксоподиального аппарата. Для полицистин впервые обоснована гомологизация нуклеоаксоподиального комплекса и скелетных образований.

Рациональная ревизия системы Э. Геккеля была проведена У. Риделем и М. Г. Петрушевской. Spumellaria и Nassellaria впервые после работ X. Эренберга стали рассматриваться как единая группа Polycystina. Предложенная классификация основывается на морфологии скелета, стратиграфическом распространении отдельных таксонов и эволюционных рядах их развития, на уточнении понятия цефалис, установлении гомологии скелетных образований, в связи с чем даны новые диагнозы родов и семейств Nassellaria.

Различные варианты систематики отдельных групп полицистин были даны А. Поповским, Ж. Дефландром, А. И. Жамойдой и Г. Э. Козловой, П. Думитрика, Г. Коцуром и X. Мостлером, Б. Б. Назаровым и А. Р. Ормистоном. Дальнейшие исследования должны привести к созданию «синтетической» системы радиолярий, удовлетворяющей и протозоологов и палеонтологов.

Для разграничения таксонов высокого ранга (классов, подклассов, надотрядов, отрядов, надсемейств) у радиолярий служат особенности строения нуклеоаксоподиального комплекса, влияющие на морфологию центральной капсулы и минерального скелета, а также на его положение в клетке. Признаками отрядов и надсемейств являются: 1) взаимное расположение центральной капсулы, ядра, аксопласта (или аксопластов), аксонем и скелета; 2) симметрия клетки, преобладающая геометрическая форма скелета; 3) расположение микротрубочек в аксонеме; 4) устройство центральной капсулы и ее стенки. Жизненные циклы, к сожалению, пока не изучены. На уровне видов, родов, иногда и семейств у полицистин могут быть использованы только детали строения скелета. При этом нельзя забывать, что в процессе индивидуального развития изменяются: а) число камер, сегментов, оболочек; б) число и размеры (длина) апофизов игл и самих игл, отходящих от последних камер или наружных оболочек; в) диаметр пор и других отверстий, происходят зарастание их внутренними сеточками, образование устья (пилома), окружение его валиком, формирование приустьевых придатков и замыкание устья. Кроме того, происходит образование кроющих пластин мантии на поверхности губчатых и ларкоидных раковинок; увеличивается толщина радиальных перекладин, радиальных игл и стенки раковин, при этом на поверхности оболочки может изменяться выраженность

рельефа и орнаментации — различных бугорков, шипиков, гребней, ячей губчатой ткани.

Эти же признаки могут меняться и в зависимости от сохранности материала, степени растворения скелетов. Возможно также, что на развитие признаков у радиолярий оказывают влияние и экологические условия — температура, концентрация кремния в воде. Но все же если принимать во внимание полностью развитые взрослые экземпляры хорошей сохранности, то эти же признаки могут иметь таксономическое значение.

У полицистин признаками семейств (подсемейств, иногда надсемейств) являются: 1) тип внутреннего каркаса и примерное число игл, расходящихся от него; 2) примерное число концентрических оболочек или спирально, либо линейно расположенных камер, соотношение размеров этих тангентальных образований и способ их внутреннего разграничения; 3) характер строения скелетной ткани (пористая, губчатая, решетчатая и т. д.) начальных сегментов; 4) примерное число наружных образований скелета. При выделении родов используются: 1) число концентрических, спиральных или линейных оболочек, камер, сегментов и соотношение их размеров; 2) число и размеры внутренних перегородок между этими частями скелета, а также признаки, характеризующие структуру стенки; 3) расположение, размеры, число пор, перекладин, гребней, бугров и т. д.; 4) положение разветвлений (мутовок) основных игл; 5) число и форма наружных придатков раковины. Видовыми признаками являются: 1) точные размеры и форма оболочек или камер и перегородок между ними; 2) размеры и число пор на тангентальных частях; 3) размеры (иногда число) наружных придатков раковины; 4) строение дополнительных иголочек; 5) характер скелетной ткани на периферических частях скелета. Система высших таксонов радиолярий может быть представлена следующим образом.

Класс Radiolaria Müller, 1858

Подкласс	Acantharia Müller, 1855 Euradiolaria Lameère, 1931
Надотряд	Phaeodaria Haeckel, 1879 Polycystina Ehrenberg, 1838
Отряд	Albaillellaria Deflandre, 1953 Sphaerellaria Haeckel, 1881 Nassellaria Ehrenberg, 1848 Collodaria Haeckel, 1881

ОПИСАНИЕ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ

КЛАСС RADIOLARIA MÜLLER, 1858. РАДИОЛЯРИИ

Подкласс Acantharia Müller, 1855. Акантарии

Акантарии — исключительно одиночные формы, обитающие преимущественно в поверхностном слое (0—200 м), но встречающиеся и на глубинах до 700—1000 м. Скелет из целести-

на — сернокислого стронция ($SrSO_4$) — представлен 20 радиальными или 10 диаметральными сплошными иглами. Кроме игл бывает развит панцирь шаровидной, полиэдрической или иной формы. Центральная капсула только у высокоспециализированных акантарий.

Имеется студенистый слой эктоплазмы — калимма, в которой развиты фибриллярный эктоплазматический кортекс и особые сократительные органеллы — мионемы (миофриски), располагающиеся вокруг каждой радиальной иглы (см. рис. 56). Калимма в сочетании с кортексом и мионемами образует сложный гидростатический аппарат, способный менять объем эктоплазмы. Вегетативные стадии акантарий многоядерны. Размножение — большим числом жгутиковых изоспор. Спорогенезу обычно предшествует инцистирование.

Только современные, в ископаемом состоянии неизвестны.

Подкласс Euradiolaria Lameere, 1931. Эурадиолярии

Одиночные и колониальные формы, обитающие во всех океанах и морях с нормальной соленостью (32—36, до 38‰) от поверхностного слоя до абиссальных (8000 м) глубин, имеются сведения об обитании радиолярий в океанических впадинах на глубинах 10 000—11 000 м. Скелет кремниевый, с присутствием других химических элементов, разнообразной морфологии.

Центральная капсула развита у всех собственно радиолярий. Ее стенка имеет отверстия (поры и фузулы), через которые осуществляется связь между интра- и экстракапсульной цитоплазмой и проходят аксоподии. Проксимальные части аксонем берут начало от аксопластов, имеющих различные положение и форму. Система псевдоподий и калимма с вакуолями служат гидростатическим аппаратом, способствующим вертикальным миграциям.

Вегетативные стадии обычно одноядерны, за исключением некоторых феодарий, имеющих два ядра, и коллодарий, часто обладающих многочисленными ядрами. Инцистирование неизвестно. Характерен спорогенез с образованием жгутиковых изоспор, реже наблюдается размножение путем деления надвое. Кембрий?, ордовик — современные.

Надотряд Phaeodaria Haeckel, 1879. Феодарии

Одиночные радиолярии, обитающие в открытых морях и океанах с соленостью 32—38‰ на глубинах до 8000 м, в среднем до 200—2000 м. Скелет кремниевый (с добавлением Al, Ca, Mg), различного строения — от игольчатого до решетчатого шаровидного (многогранного), часто гетерополярного образования (см. рис. 67).

Центральная капсула грушевидная. Стенка ее состоит из хитиноидного вещества с тремя крупными отверстиями. Одно

из них — главное (астропиле) — цитофарингс (клеточная глотка) осуществляет функции питания и обмена между эндо- и экстракапсульной цитоплазмами. В двух побочных меньшего размера отверстиях (парапиле) располагаются аксопласты, от которых отходят аксонемы из шестивалентных микротрубочек.

Вегетативные стадии одноядерны, и у немногих известны формы с двумя ядрами. Размножение путем деления надвое или наблюдается спорогенез. Кайнозой (верхний эоцен) — современные.

Надотряд Polycystina Ehrenberg, 1838. Полицистины (многодырчатые)

Одиночные и колониальные радиолярии, обитающие во всех океанах и морях с соленостью 32—38‰ во всей толще вод от поверхности до глубины 5000—8000 м, но в настоящее время наиболее многочисленные на глубинах до 200 м. Скелет, если развит, состоит из кремнезема (до 98% SiO_2 аморфного), имеет сферическую, эллипсовидную, дискоидальную, лопастную, конусовидную, башенковидную или иные формы.

Центральная капсула разнообразных очертаний со стенкой из гликопротеиновых пластинок. При экзоаксопластии аксонемы, как и у феодарий, имеют автономные аксопласты, расположенные снаружи, около отверстий в центральной капсуле. Эндоаксопластические полицистины имеют аксонемы, проходящие через фузулы внутрь капсулы, где расположен один или несколько аксопластов. В аксонемах чередуются двух- и трехвалентные микротрубочки.

Большинство полицистин, за исключением немногих коллодарий, имеют одно ядро. Размножаются делением надвое или путем спорогенеза.

Известны четыре отряда в ископаемом состоянии.

Кембрий?, ордовик — современные.

Отряд Collodaria Haeckel, 1881. Коллодарии

Крупные (одиночные 400—800 мкм; колонии до 3 м) полицистины. Колонии населяют преимущественно поверхностные теплые воды в низких широтах.

Одиночные могут иметь одну скелетную оболочку диаметром не менее 100 мкм, но иные тангентальные образования часто не развиты; иногда скелет представлен лишь многолучевой спикулой. Симметрия неопределенная. Характерен прямой или запаздывающий спорогенез.

Колонии представляют собой различной формы студенистую массу, заключающую в себе многочисленные отдельные особи. Каждая особь с хорошо выраженной эндо- и эктоплазмой. В эндоплазме находятся ядро, капля жира и часто несколько кристаллов целестина. От эктоплазмы отходят псевдоподии, анастомозирующие с псевдоподиями соседних особей, пронизывающие весь студенистый слой колонии. Система псевдоподий

обеспечивает связь между всеми особями и определяет расстояние между ними. В эктоплазме бывает развит скелет в виде тангентально расположенных игл или пористой раковины. У колониальных полицистин наблюдаются как размножение путем деления колонии, так и спорогенез. Средний девон? — современные.

Отряд Sphaerellaria Haeckel, 1881. Сфереллярии

Эта группа составляет большинство геккелевских Spumellaria. (см. рис. 53, 54, 65, 66, 68, 69). Одиночные (100—400 мкм в диаметре) полицистины обитают во всех океанах и морях, за исключением опресненных (с соленостью менее 32‰). Скелет разнообразных очертаний обычно с хорошо развитыми радиальными и тангентальными образованиями. Число концентрических, дисковидных, спиральных или какой-либо иной формы оболочек от одной до пятнадцати и более, причем внутренние из них могут находиться в центральной капсуле и даже в ядре. Некоторые представители имеют центральный каркас в виде 4—6- или многолучевой спикулы, решетчатого многогранника диаметром 5—60 мкм или неперфорированной сферы. Последняя известна лишь у палеозойских видов. Наружных радиальных игл бывает от 2 до 20 и более. Они сплошные, реже полые, снаружи цилиндрические, граненые, конусовидные или состоящие из трех пластин.

Только эндоаксопластические формы. Три типа нуклеоаксоподиального комплекса — крипто-, центро- и периаксопластия. Характерен спорогенез с образованием жгутиковых изоспор.

Кембрий?, ордовик — современные. Большинство радиолярий, представляющих интерес для палеонтологов, принадлежат к этому отряду. Известно не менее 15 семейств, но деление на семейства пока не общепризнано.

Отряд Nassellaria Ehrenberg, 1847. Насселлярии

Сравнительно небольшие (100—200 мкм, реже более) одиночные полицистины, имеющие то же распространение, что и сфереллярии (см. рис. 55). Скелет преимущественно гетерополярный, часто с элементами трехлучевой симметрии. Внешний абрис скелета конусовидный, башенковидный, но может иметь форму диска или шара, причем она не связана с внутренней симметрией. Внутренний скелетный многогранник (5—30 мкм) заключен в первом сегменте — цефалисе, за которым следуют торакс, абдомен; всего сегментов 1—15 и более. В редких случаях скелет не развит. Для насселлярий характерна центральная спикула, отделяющая цефалис от торакса, число и положение лучей которой стабилизированы и заметны элементы билатеральной симметрии. Лучи спикулы создают внешние иглы различной формы. Спикула и ее лучи могут глубоко вре-

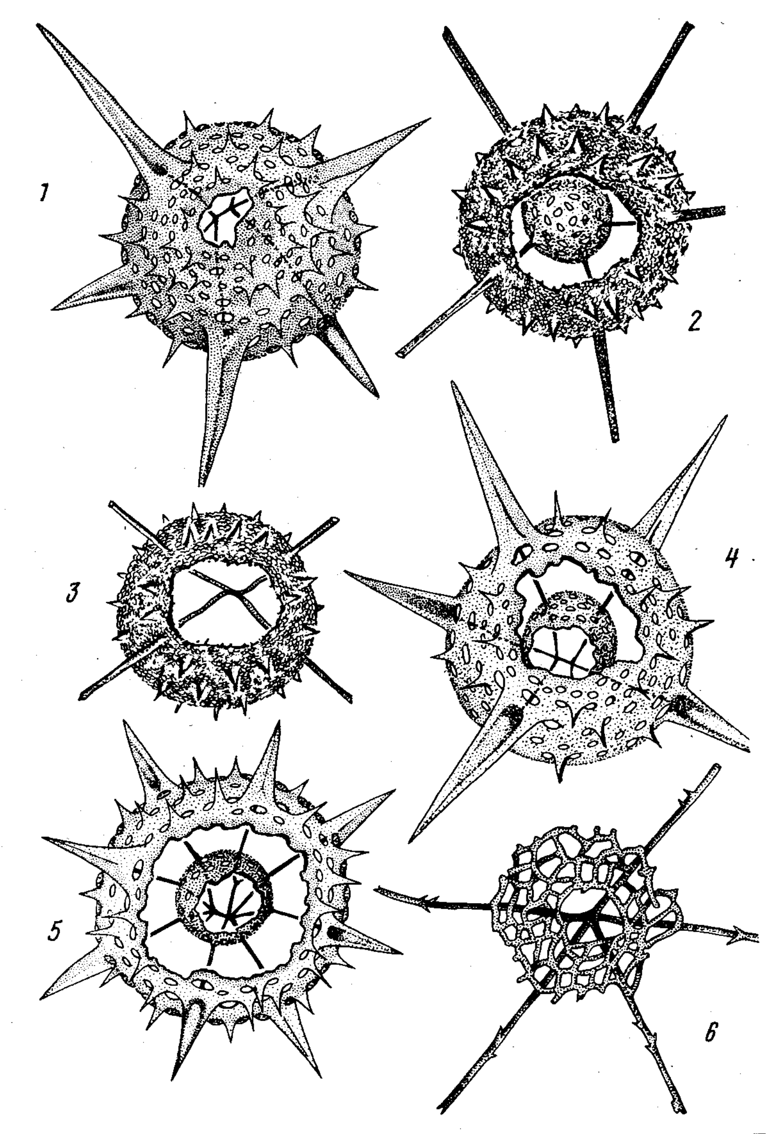


Рис. 68. Палеозойские Polycystina со сферическим скелетом: *1* — Entactinia, *2* — Spongoentactinia, *3* — Tetrentactinia, *4* — Entactinosphaera, *5* — Helioentactinia, *6* — Haploentactinia

заться в центральную капсулу и ядро, влияя на их форму, но скелет остается внекапсульным.

Насселлярии являются только эндопластическими с двумя типами нуклеоаксоподиального комплекса — апоаксо- и проаксопластическим. Вегетативные стадии одноядерны; у насселлярий известен изоспорогенез.

Поздний девон — ранний карбон?, триас — современные.

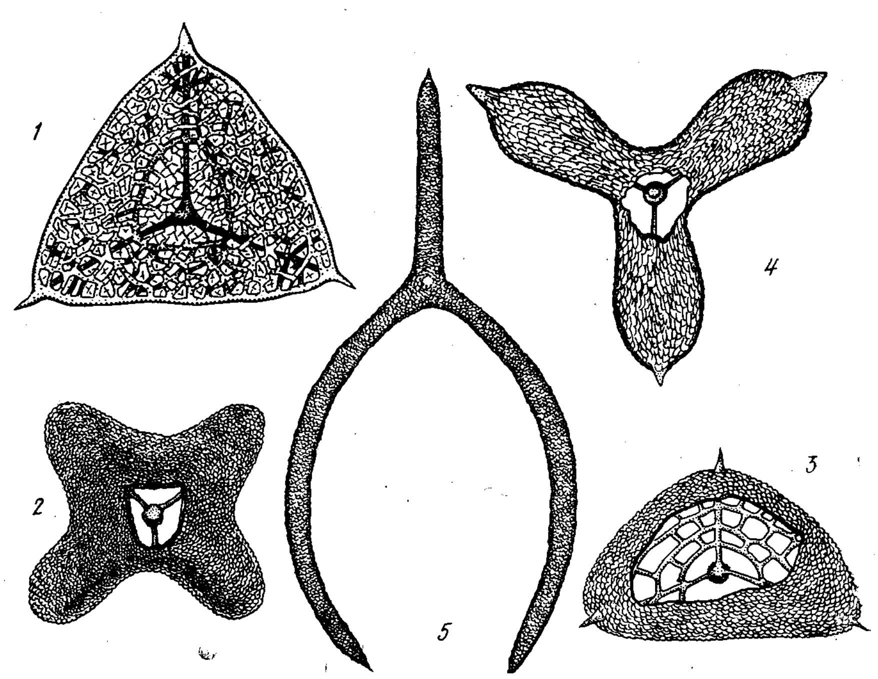


Рис. 69. Палеозойские Polycystina со ставраксонным скелетом: *1* — Tormentum; *2* — Latentifistula; *3* — Latentifistula; *4* — Triactofenestrella; *5* — Ruzhencevispongus

Отряд Albaillellaria Deflandre, 1953. Альбаиллеллярии

Ископаемые, преимущественно билатерально-симметричные радиолярии, имеющие скелет, образованный пересечением трех игл, или несколько игл расходятся от единого центра, или от короткой перекладины (см. рис. 58). В первом случае соединение игл образует треугольник (рамку). Свободные дистальные концы игл иногда окружены скелетной тканью. Облекание треугольной рамки оболочкой приводит к образованию конусовидных или билатерально-симметричных раковинок, часто с хорошо выраженными сегментами. Оболочка обычно неперфорированная, но иногда имеются нормальные поры. Если скелет состоит из нескольких игл, расходящихся от одной точки или короткой срединной балки, то четко выраженных оболочек нет, а имеются локальные переплетения апофизов игл; лишь иногда место соединения игл прикрыто скелетной тканью в виде чаши.

Строение эуплазматических образований неизвестно. Хотя скелет некоторых коллодарий и насселлярий обнаруживает сходство с таковым альбаиллеллярий, среди современных радиолярий заведомых представителей альбаиллеллярий не обнаружено, и поэтому решить, были ли они одиночными или колониальными, не представляется возможным. Жизненный цикл, а также вопросы экологии, этологии не выяснены, но не исключено, что некоторые из альбаиллеллярий вели бентосный образ жизни. Только ископаемые. Средний ордовик — средний триас, но особенно широко они представлены в карбоне — перми.

ЭКОЛОГИЯ И УСЛОВИЯ ЗАХОРОНЕНИЯ

Современные радиолярии обитают в океанических водах во всех климатических зонах от поверхности до абиссали, в широком диапазоне температур; они ведут планктонный образ жизни.

Питание у всех радиолярий гетеротрофное. Они отфильтровывают сетью своих псевдоподий различные планктонные организмы (силикофлагеллят, инфузорий-тинтиннид, копепод, личинок моллюсков и др.), втягивают их в эктоплазму, где вокруг добычи образуются пищеварительные вакуоли. Physematium muelleri без пищи погибали на 12—14-й день, а смешанная растительная и животная пища позволяла радиоляриям просуществовать в лабораторных условиях до 30 дней. Радиолярии, имеющие симбиотические водоросли, часть своего рациона получают от них.

Численность одиночных полицистин в тропиках на разных глубинах от 10 до 16 000 экз/м^3. При этом обычно выдерживаются два максимума: поверхностный (0 м) и подповерхностный (50—100 м). В Антарктике радиолярии почти не встречаются в верхних 25 м, достигая максимальных концентраций 10—100 экз/м^3 на глубинах 100—300 м. В Арктике максимальная численность радиолярий приходится на глубины около 70 и 400±60 м. Обилие современных радиолярий часто связано с зонами апвеллингов, где происходит подъем биогенных элементов из придонных и глубинных горизонтов к поверхности. Однако радиолярии, особенно колониальные, довольно многочисленны и в олиготрофных, т. е. бедных пищевыми ресурсами, районах океана.

Радиолярии обитают в акваториях только с нормальной (32—36‰) соленостью. Это единственный твердо установленный фактор, лимитирующий распространение данных простейших, хотя высказываются предположения, что феодарии, акантарии и некоторые коллодарии могут переносить незначительное опреснение.

На основании распространения радиолярий Э. Геккелем была дана первая вертикальная зональность океанических вод и по преобладанию той или иной группы были выделены следующие горизонты: 0—50 м — слой с коллидами, 50—400 м — с челленджеридами, 400—1500 м — с тускароридами, 1500—5000 м — с фарингеллами. Границы слоев по радиоляриям совпали с границами зон по освещенности. Несколько иная схема распределения характерных видов радиолярий, в основном феодарий, приведена В. В. Решетняк для Курило-Камчатской

впадины. Выделены две экологические группы: стенобатная, связанная с определенными горизонтами, и эврибатная, существующая в широком диапазоне глубин (от 50 до 2000, даже до 8000 м и глубже). По стенобатным ассоциациям установлен ряд зон: поверхностная (0—50 м), субповерхностная (50—200 м), среднеглубинная (200—1000 м), батипелагическая (1000—2000 м), абиссальная (2000—8000 м).

Акантарии обитают от поверхности примерно до 1000 м. Большинство из них эврибатно: в Средиземном море на глубинах 0—200 и 500—800 м встречались почти одни и те же виды. С увеличением глубины число видов и их количество меньше, но некоторые виды по числу особей более обильны на глубинах 300—800 м, чем в поверхностных слоях. Акантарии чувствительны к волнению моря. При среднем волнении они опускаются на глубину 5—10 м, в шторм — еще глубже. Сильные дожди также вызывают их миграцию на глубину 100—200 м, но через 1—2 дня снова можно наблюдать скопление акантарий у поверхности.

Полицистины в тропиках образуют три характерные группы. Первая — поверхностная тепловодная, очень обильная по числу особей одного вида (до 600 экз/м^3), распространена от 0 до 75—150 м. Обычно эти виды не встречаются ниже слоя температурного скачка, предпочитая температуру 23—25 °С, высокое содержание кислорода и нитратов и соленость 35‰. Эта ассоциация, распространенная в тропических и экваториальных водах Атлантики, Тихого и Индийского океанов, представлена коллодариями, насселляриями и сфереллляриями.

Вторая группа — субповерхностная, умеренно холодноводная, она значительно беднее первой и по таксономическому составу, и по числу особей. Максимальная концентрация какого-либо одного вида 25—50 экз/м^3. В центральной Пацифике радиолярии этой группы распространены на глубинах больших чем 75—100 м при температуре 7—13 °С. Эти виды распространены не только в тропиках, но встречаются и в Арктике, Антарктике, Норвежском море и северо-западной части Тихого океана на глубинах 30—300 м при температурах 1—6 °С. Группа представлена и насселляриями и сфереллляриями.

Третья группа — глубоководная, состоящая из сфероидных и циртоидных форм, представлена единичными экземплярами с глубин больших чем 500—700 м. Суммарное содержание не более 10—20 экз/м^3, но чаще составляет менее единицы на кубометр.

Сезонные и суточные изменения состава ассоциаций радиолярий практически не изучены. Замечено, что в холодное время года в Средиземном море акантарии редко встречаются выше 50 м. Среди акантарий одни виды обильны зимой, другие — летом. Отмечено увеличение численности радиолярий вблизи побережья Южной Калифорнии в послеполуденное время. Это связано с подъемом к поверхности более глубоких слоев воды

под действием ветра, начинающего дуть с моря во вторую половину дня.

В бореальной Атлантике в поверхностных слоях иногда встречаются тропические виды радиолярий, что объясняется сезонными флюктуациями течений. С летним притоком атлантических вод связывают распространение ряда видов полицистин в Баренцевом и Карском морях.

Биогеографический анализ, проведенный разными исследователями, позволил установить следующие ареалы современных видов полицистин.

Среди тропических видов различаются: 1) собственно или широкотропические; 2) экваториальные; 3) тропическо-бореальные. Последние богато представлены не только в тропиках, но и в нотальных и бореальных районах Тихого и Индийского океанов. Тропическая группа включает виды, обитающие как в поверхностных теплых водах, так и на глубине 100—500 м, где температуры значительно ниже.

Виды умеренных областей распространены в Северной Атлантике, Норвежском море, в северной части Тихого океана, в нотальных частях Индийского и Тихого океанов, в Антарктике до 50—55° ю. ш. Они иногда проникают и в тропики, однако широкотропическими эти виды назвать нельзя, поскольку центры их ареалов находятся вне тропической зоны.

Космополитные виды существуют в Арктике и Антарктике на глубинах не менее 200—500 м, а в тропиках — на больших глубинах. Виды этой группы практически не встречаются в мелководных шельфовых отложениях.

Антарктические виды в своем распространении ограничены высокими широтами и не встречаются севернее гидрологического фронта антарктической конвергенции. Современная Арктика практически лишена эндемичных видов.

Кроме перечисленных океанических группировок существуют неритические. Так, в норвежских фьордах постоянно существуют местные популяции некоторых видов полицистин, не связанные с открытым морем. Для палеобиогеографии весьма интересен вопрос о различиях ассоциаций радиолярий, обитающих на одних и тех же широтах в океанах и прибрежных морях. Виды, доминирующие по численности в Охотском море, не столь обильны в северной части Тихого океана, причем таксономический состав доминантов в этих двух районах принципиально иной. Кроме того, в мелководных и более глубоководных частях Охотского моря распространены разные группы радиолярий.

У некоторых видов отмечены морфологические различия в зависимости от того, обитали ли особи в неритических или океанических условиях. Для первых характерны мелкопористость, шиповатость или иглистость скелетов, преобладание мелких форм, сильно выраженная изменчивость.

После гибели радиолярий их пустые скелеты начинают

опускаться на дно. В центральной части Тихого океана их количество колебалось от 500 до 2000 экз/м³. При осаждении скелеты практически всех видов радиолярий доходят до дна бассейна, но в количественном отношении они составляют не более 30% экземпляров. При этом соотношение видов в толще воды и в современных отложениях неодинаково. Оно зависит от ряда причин. Поскольку океаническая вода повсеместно недонасыщена ортокремниевой кислотой, то сразу после отмирания начинается растворение кремнийсодержащих скелетов. Оно увеличивается в щелочной среде и при повышении температуры. Из-за этих причин сохранность скелетов радиолярий в донных осадках холодноводных областей в общем лучше, чем в тропических районах. Скелеты только немногих видов феодарий встречены в современных отложениях; считается, что они могут служить показателем содержания кислорода в осадках. Различные по морфологии и степени окремнения скелеты полицистин обладают разной устойчивостью к механическому разрушению и химическому растворению и соответственно неодинаковой потенциальной способностью сохраняться в ископаемом состоянии. Выделяются группы частичной, полной и преимущественной сохраняемости. Так, мелкие игольчатые тонкоокремненные скелеты полицистин более редки в осадках, чем в планктоне, а доля многокамерных насселлярий в осадках увеличивается. Ажурные сетчатые скелеты спумеллярий в осадках менее многочисленны, чем в планктоне, а массивные скелеты коллосферид, спонгодисцид и лителид в отложениях более часты. У других полицистин происходит частичное растворение частей скелета, образовавшихся первыми (внутренних сфер, цефалиса), с одновременным истончением стенок и сглаживанием внешней поверхности.

В мелководных прибрежных донных отложениях сохранность радиолярий лучше, чем в более глубоководных. Это происходит из-за меньшего пути, пройденного раковинками в толще воды, а также из-за высоких темпов терригенного осадконакопления на небольших глубинах, способствующих более быстрому захоронению скелетов. В медленно накапливающихся осадках (красная глубоководная океаническая глина) скелеты радиолярий всегда сильно корродированы. Таким образом, степень сохранности современных радиолярий в осадках определяется физико-химическими особенностями как вод, через которые они проходят, так и осадка, в который они попадают. В свою очередь оба этих фактора в значительной степени определяются климатической зональностью.

Огромное значение имеют также геоморфология дна, деятельность донных организмов, придонные течения, мутьевые потоки и подводные оползни, которые приводят к смешению геологически разновозрастных осадков, а следовательно, и ассоциаций радиолярий. В результате деятельности придонных течений может происходить сортировка скелетов по величине,

форме и весу, сопровождаемая разрушением и растворением тонкоокремненных ажурных скелетов, т. е. комплексы радиолярий оказываются сильно обедненными.

В постседиментационных процессах интенсивность и характер диагенетических превращений тесно связаны с обстановками седиментации и структурно-минералогическими параметрами осадочных образований. Диагенетическая перекристаллизация в значительной мере изменяет первоначальную структуру; многие органические остатки, в том числе и радиолярии, разрушаются и даже полностью разлагаются. После литификации скелеты подвергаются разрушению в результате химического и физического выветривания.

Породообразующее значение радиолярий. Общее количество целых раковинок радиолярий в осадках может достигать десятков и сотен тысяч экземпляров на один грамм сухого осадка. Многочисленные фрагменты раковин, составляющих значительную часть мелкоалевритовой и пелитовой фракций осадка, обычно не принимаются во внимание. Вес одного скелета полицистин колеблется от 3 до 30 мкг. Осадки, содержащие тысячи скелетов радиолярий в каждом своем грамме (диатомовые, радиоляриевые, диатомо-радиоляриевые, кремнегубковые), покрывают миллионы квадратных километров дна современных океанов и можно говорить об исключительно важном значении радиолярий в круговороте кремния.

Современное соотношение радиолярий с другими группами микропланктона (70—75% кремнистых осадков составляют диатомеи и только 20—25% — радиолярии) сложилось не ранее позднего мела. В предшествующие геологические эпохи значение радиолярий как породообразующих организмов было более высоким. Об этом свидетельствует большое количество радиолярий в осадочных кремнистых породах фанерозоя, получивших название «радиоляриты». В отличие от кайнозойских и современных поясов кремненакопления радиоляриты приурочены к геосинклинальным системам, простирание которых не соответствует планетарной климатической зональности прошлого, как бы ее ни реконструировать.

Типичные радиоляриты — органогенные породы, сложенные на 50% и более остатками скелетов радиолярий. Это плотные твердые фтаниты, яшмы или яшмовидные породы (кремнистые сланцы, кремни, силицилиты и т. д.), окрашенные в различные оттенки красного, черного, зеленого цветов, часто пестроцветные или полосчатые. Однако не все породы, содержащие радиолярии, являются чисто кремнистыми образованиями. Иногда их скелеты довольно многочисленны в алевролитах, алевритах, фосфоритах, мергелях, известняках, доломитах, цементе песчаников, гравелитов или в конкрециях различного состава. Радиоляриты и породы с радиоляриями встречаются в отложениях всех систем фанерозоя.

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ

Обычно под этапностью развития понимают периодичность темпа эволюции крупных таксономических групп или органического мира в целом. Этапом называют ступень развития группы организмов, которая характеризуется общностью признаков (высота организации, особенности таксономического состава), качественным отличием от смежных этапов и их неповторимостью на протяжении всего существования группы. Выделяемые для любых таксонов этапы эволюции характеризуют периодически повторяющиеся интервалы расцвета, с приобретением нового, более высокого уровня организации всей группы. В общем случае этапы разделяются периодами угасания, и чем они длительнее, тем более резко различаются смежные этапы. Этапность определяется филогенезом организмов и влиянием на него факторов внешней среды.

В изучении радиолярий этапности не придавалось столь большого значения, как в исследованиях фораминифер. Нередко любое чередование комплексов органических остатков рассматривали как этап независимо от ранга сменяющихся таксонов, их ареалов и стратиграфического распространения. Наиболее удачна схема этапности развития радиолярий в фанерозое, предложенная А. И. Жамойдой (табл. 1).

Таблица 1

Этапы развития радиолярий

Этап	Подэтап	Предполагаемый возрастной интервал
IX	—	Миоцен — современная эпоха
VIII	—	Поздний эоцен (средний эоцен?) — ранний олигоцен
VII	—	Маастрихт — ранний эоцен
VI	2	Коньяк — кампан
	1	Альб — турон
V	2	Готерив — апт
	1	Средняя (поздняя) юра — валанжин
IV	2	Ранняя юра
	1	Поздний триас
III	—	Поздняя пермь — средний триас
II	2	Поздний карбон — ранняя пермь
	1	Средний девон — средний карбон
I	2	Силур — ранний девон
	1	Кембрий — ордовик

Ранжирование на этапы и подэтапы в данной схеме нельзя считать окончательным из-за ограниченности сведений о времени существования многих таксонов древних радиолярий, границы этапов и подэтапов весьма условны. Слабо разработана сама таксономия радиолярий.

Этапы развития радиолярий обоснованно выделены в палеозое (авторы этого выделения, Б. Б. Назаров и А. Ормистон, называют их периодами развития). Особенностью палеозоя является распространение разнообразных сферических и ставраксонных сфереллярий и билатерально-симметричных альбаиллеллярий. В развитии радиолярий в палеозое довольно отчетливо выделяются три периода, характеризующиеся различными типами эволюционных изменений в отдельных таксономических группах.

I. Кембрий, ордовик — ранний девон являются временем относительно медленного развития спумеллярий со сферической раковинкой, обладающей массивным внутренним каркасом, а с венлока — и альбаиллеллярий, имеющих скелет из игл.

II. Средний девон — средний карбон характеризуются более интенсивной эволюцией сферических спумеллярий с внутренним каркасом в виде спикулы и хорошо развитым наружным губчатым слоем, а также билатерально-симметричных альбаиллеллярий, обладающих игольчатым скелетом.

III. Поздний карбон — пермь отмечены ускоренным развитием ставраксонных спумеллярий и альбаиллеллярий со скелетом конусовидного абриса и несколько замедленной эволюцией сферических спумеллярий. Качественно новый этап начался в среднем триасе, когда появились разнообразные насселлярии, а альбаиллеллярии практически исчезли.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Радиолярии еще не причислены к ортостратиграфическим группам фауны, хотя нельзя не видеть их очевидную ценность для стратиграфии. Радиолярии известны из отложений кембрия(?) — четвертичного периода многих регионов земного шара, а до недавнего времени предполагалось их существование и в рифее. Переизучение известных коллекций и опубликованных данных показало, что из пород предполагаемого докембрия были описаны либо проблематичные остатки, либо неорганические образования. При изучении различных пород несомненного докембрия стратотипических областей организмы с кремневым скелетом обнаружены не были.

Сведения о радиоляриях кембрия крайне ограничены. В непрерывном разрезе кремнисто-карбонатных образований венда и раннего палеозоя Алтае-Саянской области впервые установлено, что радиолярии (или простейшие, сходные с ними по химическому составу скелета и некоторым морфологическим особенностям) появляются только в атдабанском ярусе нижнего кембрия.

Радиолярии среднего и позднего триаса описаны из многих мест Альпийской зоны Европы (Италия, Рейнская область, Греция, Турция, Франция). Они обнаружены также в Карпатах (Западная Украина, Румыния), многочисленны в кремнис-

тых толщах Востока России (Приморье, Корякия), Японии, в терригенно-кремнистых образованиях Калифорнии и Аляски.

Радиолярии юры известны из разнофациальных разрезов Восточно-Европейской платформы, Западно-Сибирской низменности, Востока России, Малого Кавказа, Карпат (Западная Украина, Румыния), Южных Альп, Северной Америки (Калифорния), Южной Америки. В тех же регионах (но число местонахождений значительно больше) встречены радиолярии нижнего и верхнего мела, которые известны также во многих районах Средней Азии, Китая, Японии, на о-вах Индонезии и Молуккского архипелага.

Кайнозойские радиолярии описаны из многих мест Европы, Азии, Африки, Америки, Австралии. Можно отметить только, что они встречены примерно в тех же регионах, что и позднемеловые ассоциации, но более часты и в большинстве разрезов приурочены к относительно глубоководным образованиям. Остатки радиолярий прекрасной сохранности обнаружены в пелагических осадках поздней юры — четвертичного периода современных океанов. Такое широкое распространение радиолярий обусловливает их значение для биостратиграфии. Получены объективные сведения о закономерной временной смене одной ассоциации другой.

В разрезах от кембрия до поздней перми Б. Б. Назаровым и А. Ормистоном выделено 27 характерных комплексов, приуроченных к определенным стратиграфическим уровням. Для тропических и субтропических районов Мирового океана в интервале от поздней юры до настоящего времени У. Риделем и А. Санфилиппо, Э. Фореман и другими исследователями выделены зоны на основе анализа огромного палеонтологического материала, уникального по полноте и сохранности.

Местные схемы зонального расчленения по радиоляриям для позднеюрских, триасовых, меловых и палеогеновых отложений некоторых районов Палеотетиса предложены П. Думитрикой, П. Баумгартнером, П. Девевером, для позднеюрских — меловых отложений Калифорнии Северной Америки — Э. Пессаньо, для меловых отложений Японии — А. Матсуокой, для ряда областей бывшего Советского Союза — Х. Ш. Алиевым, А. И. Жамойдой, Г. Э. Козловой и А. Н. Горбовец, Р. Х. Липман и другими исследователями.

По радиоляриям возможны определение возраста и расчленение отложений с точностью до отдела в ордовике—силуре и до яруса в среднем девоне — среднем карбоне, в позднем палеозое (верхний карбон — верхняя пермь) возможно установление единиц более дробных, чем ярус. В мезозое среднетриасовые — нижнемеловые толщи расчленяются с точностью до одного-двух ярусов; верхнемеловые — палеогеновые — до подъярусов и более детально (частей подъярусов) в неогене — четвертичном периоде.

Часто дискутируется вопрос о правомочности установления

радиоляриевых зон. Кайнозойская океаническая зональная шкала наглядно демонстрирует возможность выделения по радиоляриям субглобальных стратиграфических единиц, подчиненных ярусу. Более сложен вопрос о выделении зон в континентальных отложениях фанерозоя. В большинстве разрезов радиолярии встречаются в единичных прослоях, и, даже когда точно известен возраст отложений, нижняя и верхняя границы комплексов часто бывают весьма условными. Кроме того, прерывистость появления ассоциаций не отвечает принципу смыкаемости, необходимому при выделении биостратиграфических подразделений. Однако материалы по разрезам Калифорнии, Западного Техаса и Южного Урала снимают эти возражения, и в данных регионах могут быть выделены зоны, отвечающие всем процедурным аспектам их установления.

Проблема корреляции разнофациальных отложений по радиоляриям уже решена для палеозоя благодаря изучению комплексов в палеонтологически охарактеризованных разрезах. Это позволило определить возраст кремнистых толщ многих регионов бывшего СССР, стратиграфическое положение которых долгое время оставалось неопределенным.

Схема смены и распространения характерных комплексов радиолярий может быть разработана и для разрезов триаса Альпийской зоны, Восточных Карпат, Востока России (Корякия, Сихотэ-Алинь) и Японии; юры Альп, Карпат, Кавказа, Восточно-Европейской платформы, Западно-Сибирской низменности, Приморья, Камчатки, Японии и Северной Америки (Калифорния). Некоторые комплексы поздней юры, сначала установленные в океанических осадках, были найдены затем и на континентах. Местные стратиграфические подразделения, установленные для мела и палеогена Кавказа, Калифорнии, Барбадоса и других регионов, коррелируются с зонами, выделяемыми в осадочном чехле океанов. Сейчас радиолярии могут быть использованы как независимый палеонтологический материал для определения возраста, расчленения и широкой корреляции осадочных отложений океанов, морей и континентов.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ

Скелеты радиолярий встречаются в глубоководных океанических осадках и практически во всех типах пород морского генезиса. Наиболее обильны они в кремнисто-вулканогенно-терригенных толщах, а также в других существенно кремнистых образованиях. Однако возраст подобных отложений чаще всего оказывается неопределенным, а радиолярии из яшм, фтанитов, кремнистых сланцев, алевролитов имеют неудовлетворительную сохранность; наилучшая их сохранность в карбонатных породах, но эти прослои крайне редки, особенно в мощных разрезах геосинклинальных областей. Выявление таких единичных слоев — одна из наиболее трудных задач, поскольку

радиолярии обычно не видны при изучении пород в полевых условиях. Но именно радиолярии из таких прослоев особенно важны, так как возраст карбонатных или карбонатно-кремнистых отложений таких разрезов бывает определен однозначно по другим группам ископаемой фауны. К таким прослоям необходимо периодически возвращаться и переизучать их. Из кернов буровых скважин выбираются те же перспективные типы пород.

Иначе отбирается материал из океанических донных осадков. Если образец поднят дночерпателем, то сразу осторожно снимается самый верхний слой (0—3 см). Более глубокие горизонты лучше изучать по материалу из трубок или скважин бурения.

Лабораторная обработка сводится или к изготовлению шлифов пород, или к выделению радиолярий из пород и приготовлению препаратов.

Изготовление шлифов необходимо только на начальной стадии изучения, чтобы установить, присутствуют ли радиолярии в отобранных образцах. Иногда по шлифам можно определить возраст пород.

Выделение радиолярий осуществляется дезинтегрированием или химическим препарированием. Легко дезинтегрируются современные илы, алевриты, глины, глинистые песчаники и аргиллиты, опоковидные глины, несколько хуже — мергелистые глины, опоки, глинистые алевролиты, туфы и туффиты. Сухой (можно нагретый) кусок помещается в лабораторный стакан с 10—30%-м раствором перекиси водорода H_2O_2. Происходит окислительная реакция органического вещества породы, иногда с бурным выделением газов. Порода довольно быстро становится рыхлой, и скелеты радиолярий освобождаются. Для усиления окисления иногда добавляется натрийпирофосфат. Часто требуется еще и кипячение в течение 10—60 мин и более. Необходимо следить, чтобы скелеты радиолярий очистились от оставшихся во внутренней полости и на наружной поверхности пелитовых частиц. Можно пользоваться ультразвуковым дезинтегратором для размельчения породы, но необходимо подобрать такой режим работы прибора, чтобы не разрушались и сами скелеты радиолярий.

Более плотные породы — туфы, алевролиты, мергелистые глины и другие — лучше кипятить в 5%-м растворе щелочи (KOH или $NaOH$), а кремнистые песчанистые породы — в насыщенном растворе сульфата натрия.

Химическое препарирование применяется для извлечения радиолярий из яшм, фтанитов, известняков и других твердых пород, которые не могут быть дезинтегрированы без разрушения радиолярий. Метод основан на различии химического состава скелета ископаемых организмов и вмещающей их породы, на устойчивости фоссилий к воздействию органических кислот, щелочей и других реагентов.

Из карбонатных пород радиолярии выделяются слабыми кислотами — уксусной, муравьиной, монохлоруксусной. В стеклянный стакан емкостью до 1000 мл помещают 100—300 г раздробленной породы (частицы до 3—4 см) и заливают 10—15%-м раствором кислоты. Уксусная кислота действует медленнее и практически не растворяет доломиты, для которых лучше использовать муравьиную или монохлоруксусную кислоты. Можно применять и соляную кислоту, но раковинки бывают сильно корродированными. Освободившиеся от породы радиолярии оседают на дно стакана. Процесс продолжают от двух-трех дней до недели и более.

Из кремнистых пород (яшмы, фтаниты, кремнистые сланцы и т. д.) радиолярии извлекаются с помощью плавиковой кислоты (HF). После того как установлено присутствие радиолярий в породе, ее растворяют в 10—15%-й кислоте в течение одних суток, затем раствор сливают в особый бак и нейтрализуют технической содой. Осадок и нерастворившиеся частицы переносят на сита или в фарфоровую тарелку и длительное время промывают. Затем нерастворившиеся кусочки породы отбирают и снова помещают в пластиковый стакан для повторного растворения. Описанный процесс повторяется несколько раз, причем с каждым разом выделяются радиолярии все лучшей сохранности.

Для экстрагирования радиолярий из терригенно-вулканогенно-кремнистых твердых пород последовательно используются щелочи, органические кислоты и перекись водорода. Обычно 80—100 г раздробленной породы помещают в стеклянный стакан. Для глин добавляют щелочи невысокой концентрации. Очень плотные породы несколько раз кипятят, а затем оставляют в воде. Если порода имеет примесь карбонатного материала, то ее следует кипятить в кислоте. Образцы, в которые добавлялась кислота или щелочи, необходимо затем промыть. После этих операций образец можно растолочь в фарфоровой ступке (но не тереть!) и поместить в термостойкий стакан емкостью до 800—1000 мл, в который добавляется 30%-я перекись водорода в соотношении 1 : 1 с объемом образца, и прокипятить. Оставшаяся смесь заливается водой на 1,5—2 ч.

Перечисленные методы химического препарирования не являются каноническими. В зависимости от особенностей пород можно варьировать концентрацию раствора, изменять сроки реакции, отмучивания и т. д.

Выделенные из породы скелеты радиолярий всегда содержат примесь посторонних частиц. Если скелетов мало и они находятся среди крупных и тяжелых частиц, то можно использовать для обогащения и разделения тяжелые жидкости (бромоформ и др.). Если скелеты находятся среди глинистых частиц, то пробы долго промываются через сита с диаметром ячей 45—63 мкм или отмучиваются. Песчаные породы отмучиваются

от дисперсной примеси за два—четыре дня, глинистые и туфогенные — за пять—семь дней.

Крайне нежелательно отбирать скелеты радиолярий из осадка кисточкой или волоском по одному и складывать в камеры Франке, так как многие скелеты будут разрушены и потеряны. Работая с сухими раковинками и увеличениями ×200 и менее, невозможно различить детали строения, необходимые для диагностики, и избежать грубых ошибок в определении видов и родов. Составить представление о полном комплексе, если скелеты разложены в камере Франке, также невозможно.

Основное значение для идентификации видов имеет изучение в прозрачных тонких препаратах в проходящем свете с помощью биологического микроскопа. Для изготовления препаратов скелеты радиолярий (лучше, если это взвесь в воде отмытого осадка вместе с минеральными частицами) переносят на предметное стекло, высушивают и заливают канадским бальзамом или синтетическими смолами с показателями преломления 1,5—1,7. Можно использовать незатвердевающие жидкости с тем, чтобы иметь возможность повернуть экземпляры в такое положение, при котором отчетливо видны нужные особенности строения. Препараты накрывают покровными стеклами.

Для выявления внутреннего строения большинства радиолярий нет необходимости изготавливать индивидуальные препараты и серии пришлифовок, так как строение скелетов обычно хорошо видно в проходящем свете, если они хорошо отмыты. Исключение составляют некоторые Spongodiscidae, Larcoidea и близкие к ним группы, требующие специальных методик.

Применение сканирующего (растрового) электронного микроскопа эффективно только для идеально очищенных раковинок. При этом можно получить замечательные фотографии поверхностей целых скелетов и внутреннего устройства разломанных. Приклеивать скелеты на «столик» микроскопа можно разными способами. Наиболее прост и общедоступен следующий: смоченные дистиллированной водой скелеты помещают на эмульсионный слой фотопленки. Сам кусочек фотопленки приклеивают к «столику» любым подходящим клеем. После напыления электропроводящего слоя ведут изучение и фотографирование.

Фотографирование радиолярий осуществляется в проходящем свете или используются электронограммы, полученные на сканирующем электронном микроскопе. Последние не могут заменить обычные фотографии или зарисовки в проходящем свете, тем более что всегда необходимо сравнение своего материала с данными К. Эренберга, Э. Геккеля, Ж. Дефландра, Г. Фореман и других микроскопистов, которые описали все основные крупные таксоны радиолярий в проходящем свете.

Рисование не теряет своего значения, поскольку при прорисовке деталей исследователь продумывает и осмысливает конструкцию скелета и не оставляет «не в фокусе» многие детали, которые не различимы на фотографиях и электронограммах. Пусть даже схематическое изображение типовых экземпляров абсолютно необходимо при описаниях новых таксонов.

Измерение скелета радиолярий и его частей осуществляется или в проходящем свете на препаратах с помощью окуляра-микрометра, или на рисунках и фотографиях, или на экране дисплея с помощью компьютера. Нельзя проводить измерения на растровых электронограммах, так как на них велика глубина резкости и объекты уменьшаются в соответствии с законами перспективы. Шкала, которой сопровождается такой снимок, служит лишь для масштаба, но не для точных измерений. Измеряют диаметр внешней, внутренней и промежуточных сфер, высоту, толщину, ширину скелетов несферической формы, толщину оболочек, диаметр пор, длину игл, отростков, шипов, лопастей, высоту и диаметр камер, сегментов, поясов и т. д. Все эти измерения необходимы, поскольку для видов радиолярий характерны строго определенные размеры и соотношения между ними.

Скелеты океанических видов в основной период существования вида (статис) мало изменчивы, и примерно 95% особей имеют практически идентичные раковинки. Поэтому бывает достаточно документировать 3—5 раковинок, кажущихся одинаковыми, чтобы составить представление об основном для вида морфотипе. Те десятки измеренных раковинок, которые обычно упоминаются в описаниях, не всегда надежны: большой размах изменчивости может свидетельствовать о смешении нескольких близких морфотипов. Требование 3—5 идентичных экземпляров для идентификации и описания вида может показаться упрощением, но оно имеет и запрещающий момент. Недопустимо описание новых видов по одному экземпляру — никогда нет гарантии, что встречен не особый вид, а отклоняющийся морфотип (из оговоренных выше 5%) уже известного по типичным особям вида. К единичным экземплярам вообще следует относиться с большой осторожностью.

Проба донного осадка обычно содержит остатки радиолярий, существовавших в разное время и в разных слоях воды. Поэтому при изучении изменчивости не следует говорить о материале из одной популяции.

Задания для самостоятельной работы

1. Перед Вами геологический разрез в полевых условиях. Как Вы будете отбирать образцы на радиолярии?
2. Перед Вами в лабораторных условиях образец известняка. Как Вы будете извлекать из него радиолярий?
3. Вам передали сухой материал; в камере Франке около 50 скелетов радиолярий. Как Вы будете с ними работать?
4. Когда можно быть уверенным, что в образце перед Вами некий вид радиолярий?
5. О каких условиях палеосреды может свидетельствовать нахождение

в породе большого числа субсферических раковинок радиолярий с толстыми стенками, практически без наружных игл, при почти полном отсутствии скелетов иного строения?

КЛАСС OSTRACODIODES. ОСТРАКОДЫ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Класс Ostracodiodes объединяет мелких ракообразных, обладающих сбрасываемой при каждой линьке, двустворчатой, преимущественно известковой раковиной и обитающих в морских, солоноватых, пресных и гиперсоленых водах. Сложенные в основном кальцитом раковины хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и нередко присутствуют в породах в большом количестве. Довольно высокое морфологическое разнообразие раковин, особенно развитие различных скульптурных элементов наружной поверхности и ряда внутренних структур, при сохранении весьма простого общего плана строения определяет сравнительную легкость установления таксонов среднего ранга (родов, семейств и отчасти надсемейств). Большая лабильность группы к изменениям среды (нередко эврибионтность) позволяет ее широко использовать в палеоокеанологических, палеолимнологических и палеогеографических реконструкциях. Остракоды оказались чуткими регистраторами изменений различных параметров древних морских и пресноводных бассейнов. Широкое использование получили остракоды в последние годы и в биостратиграфии. По находкам остракод разработаны зональные схемы для ряда подразделений стратиграфической шкалы. Непрерывный рост числа публикаций, увеличение числа вновь описываемых таксонов свидетельствуют о том, что исследование ископаемых остракод находится на подъеме. К настоящему времени описано свыше 30 тысяч ископаемых и современных видов остракод, относящихся не менее чем к 3 тысячам родов.

Остракоды должны рассматриваться в ранге самостоятельного класса в составе подтипа Crustaceamorpha типа Arthropoda. Строение мягкого тела и особенности онтогенеза свидетельствуют о некоторой близости остракод к таким классам низших ракообразных, как Copepodoidea, Ascothoracida, Cirripedia и Branchiura, однако своеобразие каждой из этих групп столь велико, что предполагаемые филогенетические связи и родственные отношения не могут считаться хотя бы приблизительно установленными.

СТРОЕНИЕ МЯГКОГО ТЕЛА

Тело рачка у остракод практически целиком скрыто в раковине, и, как правило, не сегментировано (рис. 70). Лишь у современного рода Saipanetta сохранились следы сегментации. Голова имеет четыре пары конечностей: антеннулы, антенны,

мандибулы и максиллы. За исключением антенулл, все они двухветвистые. Первые две пары конечностей являются органами передвижения и приспособлены для плавания, ползания или зарывания, а вторые — участвуют в переработке пищи. Туловище несет от 1 до 4 пар двухветвистых гетерономных конечностей, передняя пара которых представляет собой мак-

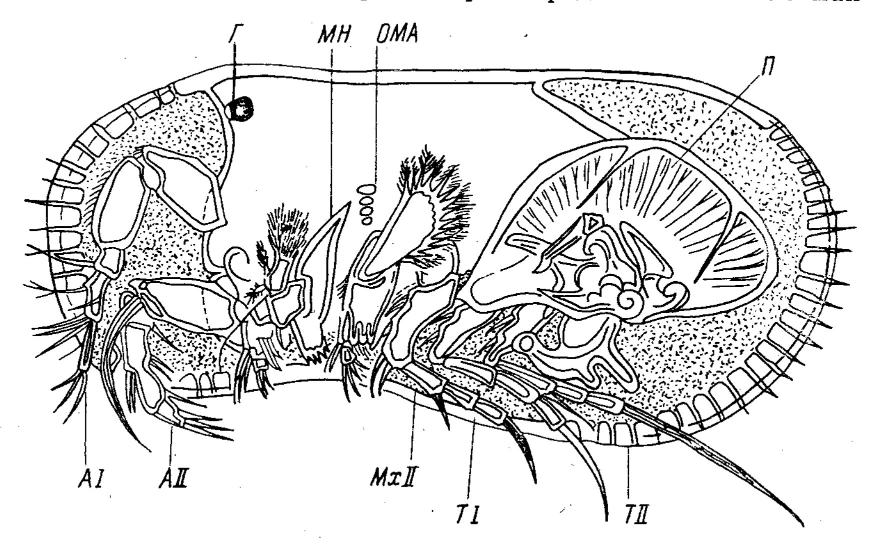


Рис. 70. Строение тела остракоды подотряда Cytherina на примере самца современного вида Limnocythere sanctipatricii (Brady et Robertson): *AI* — антенны I; *AII* — антенны II; *МН* — мандибула; *MxII* — максиллипеды; *TI* — первая грудная ножка; *TII* — вторая грудная ножка; *Г* — глаз; *ОМА* — отпечаток мускула-аддуктора; *П* — пенис

силлипеды (видоизмененные максиллы II). Последняя пара туловищных придатков обычно имеет облик чистильной ножки. У вымершего подкласса Bradoriiones установлены четыре пары гомономных туловищных конечностей, состоящих из необычно большого числа члеников, хотя головной отдел содержит лишь три пары конечностей. Представители отрядов Cypridinida, Halocypridida и Cypridida имеют три пары туловищных конечностей, подотряд Polycopina — две, отряд Cytherellida — лишь одну. Брюшной отдел сильно укорочен, лишен конечностей. Тело заканчивается фуркой.

Строение мягкого тела у подклассов Leperditiiones и Eridoconchiones неизвестно.

В последние годы установлена быстрая посмертная фосфатизация хитиновых покровов тела некоторых остракод, что способствовало их сохранению в ископаемом состоянии. Такая форма сохранности, прекрасно фиксирующая даже самые тонкие детали строения конечностей, установлена для средне- и позднекембрийских, позднедевонских, каменноугольных, ран-

нетриасовых, позднеюрских и раннемеловых остракод. Мезозойские формы по строению конечностей существенно не отличаются от современных и легко идентифицируются с соответствующими семействами.

Дыхание у остракод осуществляется непосредственно через покровы тела. Интенсификации тока воды внутри раковины способствуют присутствующие на максиллах, а иногда на ряде других конечностей специальные вибрирующие пластинки. Сердце и кровеносные сосуды у большинства остракод (кроме Cypridinida и Halocypridida) отсутствуют.

Характерная особенность остракод — наличие непарного и пары хорошо развитых фасеточных глаз, состоящих из 10—25 омматидиев и расположенных на спинной стороне вблизи основания антеннул. У ряда остракод на раковине в области глаз имеется глазной бугорок. Глубоководные остракоды лишены глаз, а ряд планктонных форм обладает способностью к биолюминесценции.

МОРФОЛОГИЯ РАКОВИНЫ

Раковина остракод имеет небольшие размеры. Большинство этих ракообразных во взрослом состоянии в длину достигают 0,4—1,5 мм, при максимальном диапазоне колебаний этого параметра от 0,1 до 80 мм. Створки раковины соединяются органической связкой (лигаментом) вдоль спинного края.

Каждая створка образуется двойной складкой кожи, выделяющей и снаружи и изнутри органическую кутикулу (рис. 71). Эти кутикулярные покровы получили названия на-

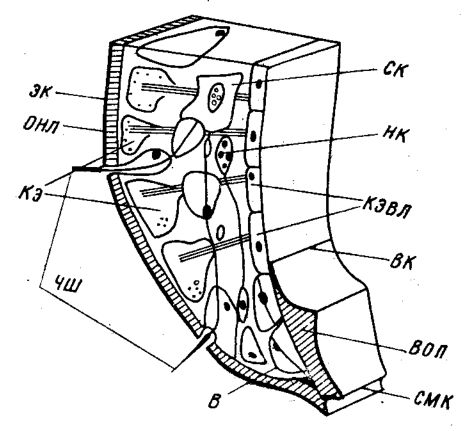


Рис. 71. Сечение брюшного края створки Cypridopsis vidua O. F. Müller (подотряд Cypridina): *В* — вестибюль, *ВК* — внутренний край раковины; *ВОП* — внутренняя обызвествленная пластинка; *КЭ* — клетки эпидермиса наружного листка; *КЭВЛ* — клетки эпидермиса внутреннего листка; *НК* — нервная клетка; *ОНЛ* — обызвествленный наружный листок; *СК* — субдермальная клетка; *СМК* — смычный край; *ЧЩ* — чувствительные щетинки и поровые каналы; *ЭК* — эпикутикула (по В. Лангеру, 1973)

ружного и внутреннего листков. Наружный листок у большинства остракод обызвествлен, тогда как внутренний минерализован лишь в своей прикраевой части только у некоторых групп и наиболее типично представлен у отряда Cypridida. Минерализованная часть внутреннего листка называется внутренней обызвествленной пластинкой, или дупликатурой.

Форма и скульптура раковины остракод чрезвычайно разнообразны. Преобладают овальные, вытянутые в длину и в различной степени вздутые раковины с прямым или выпуклым спинным краем (рис. 72). Степень обособленности краев сильно меняется, среди представителей отрядов Cypridinida и Halocypridida много таких, чья раковина имеет сбоку очертания, приближающиеся к округлым.

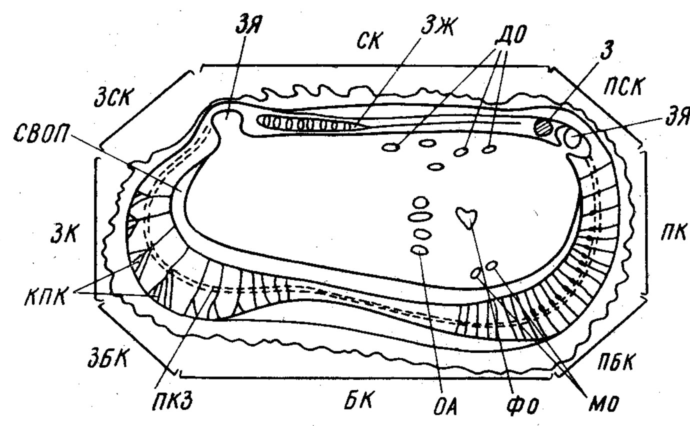


Рис. 72. Морфология раковины остракод. Левая створка остракоды подотряда Cytherina изнутри: *БК* — брюшной край; *ДО* — дорсальные отпечатки; *З* — зуб; *ЗБК* — заднебрюшной край; *ЗЖ* — замочный желобок; *ЗК* — задний край; *ЗСК* — заднеспинной край; *ЗЯ* — зубная ямка; *КПК* — краевые поровые каналы; *МО* — мандибулярные отпечатки; *ОА* — отпечаток мускула-аддуктора; *ПБК* — переднебрюшной край; *ПК* — передний край; *ПКЗ* — порово-канальная зона; *ПСК* — переднеспинной край; *СВОП* — свободная часть внутренней обызвествленной пластинки; *СК* — спинной край; *ФО* — фронтальные отпечатки (по В. Лангеру, с изменениями)

Наибольшее значение в систематике остракод на уровне видов и родов имеют особенности скульптуры (рис. 73). В настоящее время, согласно Е. И. Шорникову, принято выделять три класса скульптуры. Макроскульптура включает те элементы, которые изменяют очертания раковины. Мезоскульптура — это более мелкие элементы, наложенные на макроскульптуру, например ячейки, ребрышки, отдельные бугры и небольшие выступы и т. д. Под микроскульптурой понимают мельчайшие образования — зернистость, бугорки, иголочки и т. п. Нередко в формировании микроскульптуры принимают участие наружные отверстия поровых каналов. Многие остракоды, особенно оби-

8 Зак. 324

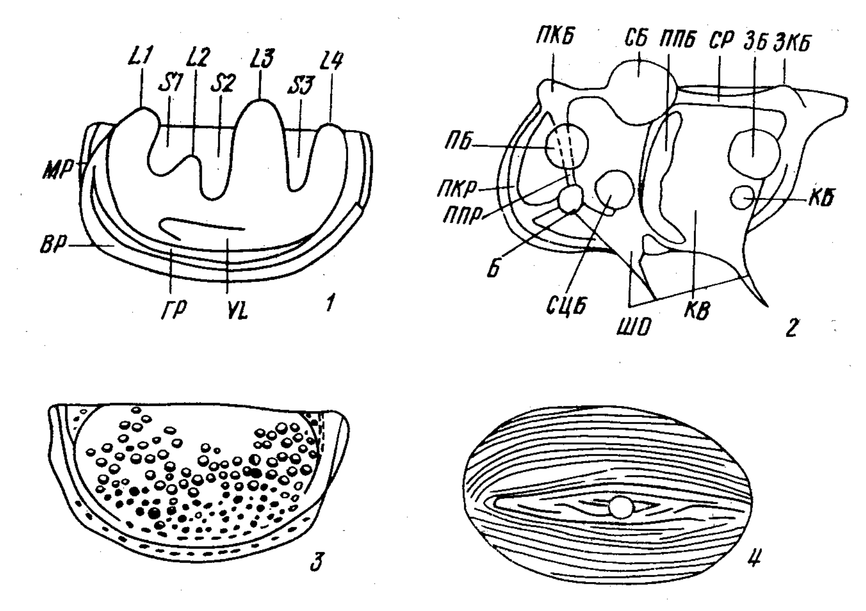


Рис. 73. Скульптура раковины остракод: *1* — макроскульптура раковины остракод отряда Beyrichiida, левая створка сбоку: *ВР* — велярное ребро, *ГР* — гистиальное ребро, *МР* — маргинальное ребро; *L1, L2, L3, L4* — поперечные лопасти; *S1, S2, S3* — поперечные борозды, *VL* — вентральная лопасть (по Беккеру, 1968, с изменениями); *2* — макроскульптура раковины остракод подотряда Cytherina, левая створка сбоку: *Б* — бугор *S*-образного изгиба, *ЗБ* — задний бугор, *ЗКБ* — задний кардинальный бугор, *КБ* — крыловой бугор, *КВ* — крыловидный выступ, *ПБ* — передний бугор, *ПКБ* — передний кардинальный бугор, *ПКР* — переднее краевое ребро, *ППБ* — поперечная борозда, *ППР* — переднее поперечное ребро, *СБ* — спинной бугор, *СР* — спинное ребро, *СЦБ* — субцентральный бугор, *ШО* — шиповидные отростки крыловидного выступа (по Е. И. Шорникову, с упрощениями); *3* — мезоскульптура ячеистого типа у рода Kirkbya (по «Основам палеонтологии», 1960), ×30; *4* — мезоскульптура ребристого типа у рода Entomozoe (по «Основам палеонтологии», 1960); ×30

татели солоноватых и пресных вод, имеют раковину, лишенную макро- и мезоскульптуры, и при поверхностном знакомстве кажутся гладкими. У ряда палеозойских форм макроскульптурные элементы связаны с существованием полового диморфизма.

У представителей отрядов Cypridinida и Halocypridida в передней части раковины имеется неправильной формы отверстие (инцизура), образующее зияние при сомкнутых створках, а также нависающий над ним ростр и в задней части раковины трубковидный сифон (рис. 74).

Замок. Характерной особенностью раковин большинства остракод является наличие особых структур, препятствующих смещению створок относительно друг друга в плоскости их смыкания. Эти структуры, получившие название замка, расположены на внутренней поверхности спинного края. У наи-

более примитивных подклассов Bradoriiones, Leperditiiones и Eridoconchiones замок не развит. Беззамковый тип сочленения иногда называют нуллидонтным.

В основе конструкции замка лежат выступы на одной створке (замочный валик, зубы) и углубления на другой (замочный желобок, ямки), которые комплементарны друг другу.

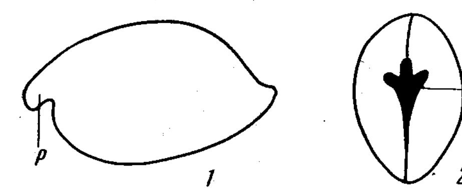


Рис. 74. Ростр и инцизура у остракод отрядов Cypridinida и Halocypridida. Раковина рода Cypridina сбоку (*1*) и спереди (*2*); *р* — ростр, *и* — инцизура

В наиболее сложных по строению замках на одной створке могут в различных комбинациях сочетаться «положительные» и «отрицательные» элементы, т. е. выступы и углубления. Каждый элемент в свою очередь может нести более мелкие выступы и ямки, и тогда его называют кренулированным. Выделено большое число вариантов строения замка (до 24), которые могут быть сгруппированы в 7 типов (рис. 75). Адонтный замок состоит из валика и желобка. Прионодонтный замок отличается от адонтного наличием насечек (кренуляции). Лофодонтный замок является одним из наиболее распространенных и характеризуется тем, что на концах линейного элемента (валика) расположены кардинальные зубы. Меродонтный замок содержит валик, оканчивающийся кренулированными зубами. По сочетанию этих элементов на различных створках выделяется целый ряд разновидностей. **Энтомодонтный замок состоит из четырех элементов и характеризуется различным** сочетанием гладких и кренулированных частей. Амфидонтный замок несет гладкий зуб на переднем конце валика, а у схизодонтного — передние зубы двураздельные. Наибольшего разнообразия и сложности замок достигает у представителей подотряда Cytherina.

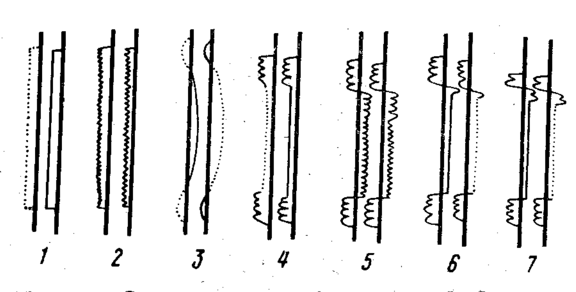


Рис. 75. Строение замка: *1* — адонтный; *2* — прионодонтный; *3* — лофодонтный; *4* — меродонтный; *5* — энтомодонтный; *6* — амфидонтный; *7* — схизодонтный. Сплошной линией показаны положительные элементы, пунктирной — отрицательные (по «Treatise on Invertebrate Paleontology», 1961, с упрощениями)

Мускульные отпечатки. На внутренней поверхности створок остракод места прикрепления мускулов обычно представляют собой возвышения (бугорки или гребни) либо имеют вид уг-

лублений, а иногда распознаются лишь благодаря иной структуре раковины и хорошо видны на просвет. Вблизи спинного края расположено дорсальное поле отпечатков (см. рис. 72), очень редко различимое на ископаемых раковинах остракод. В эту группу входят следы прикрепления мускулов конечностей, а также мускулатуры стенки мягкого тела. В центральное мускульное поле, обычно несколько сдвинутое вперед, входит

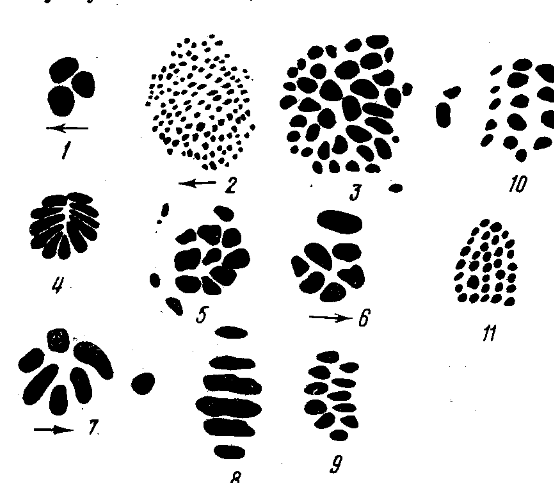


Рис. 76. Типы строения отпечатков мускула-аддуктора у остракод: *1* — трехпятенный (Youngiella); *2* — агрегатный (Paraparchites); *3* — окруженный (Healdia); *4* — розеточный (Darwinula); *5* — центрический (Bairdia); *6* — спиральный (Candona); *7* — лучевой (Puncia); *8* — однорядный (Editia); *9* — двухрядный (Cytherella); *10* — трехрядный (Recytelloidea), *11* — пятирядный (Cavellina). Стрелкой показан передний конец раковины (по М. Н. Грамму, 1984, с изменениями)

отпечаток мускула-аддуктора, состоящий из различного числа тесно сближенных пятен. Впереди от него и на некотором расстоянии расположены фронтальные и мандибулярные отпечатки. Строение центрального мускульного поля, как правило, хорошо распознается на раковинах мезозойско-кайнозойских остракод, тогда как палеозойские формы из-за технических сложностей и утраты этих структур при фоссилизации, диагенезе и эпигенетических изменениях изучены совершенно недостаточно.

Наиболее полная классификация отпечатков мускулов-аддукторов, имеющих важное значение в систематике остракод, предложена М. Н. Граммом. Он различает 8 групп, суммарно включающих 16 типов отпечатков (рис. 76). Основными признаками, использованными в этой классификации, являются число пятен (изменяется от 1—3 до нескольких сотен) и их расположение (беспорядочное, розеточное или центрическое, спиральное, лучевое, в виде вертикальных рядов). Число пятен может изменяться у одного вида в течение онтогенеза, а также колебаться у различных особей и может быть неодинаковым даже на створках одного рачка. Систематическое значение может иметь только тип строения отпечатка мускула-аддуктора. Первоначально предполагалось, что эволюция этой структуры шла однонаправленно в сторону уменьшения числа пятен, однако накопление новых данных по палеозойским формам опровергает эту точку зрения.

Поровые каналы. Стенка раковины остракод пронизана большим количеством поровых каналов. Выделяются простые, или нормальные (имеющие одно отверстие), и ситовидные (широкий канал, закрытый пластинкой, пронизанной мелкими порами) поровые каналы (рис. 77). Вдоль края раковин, обла-

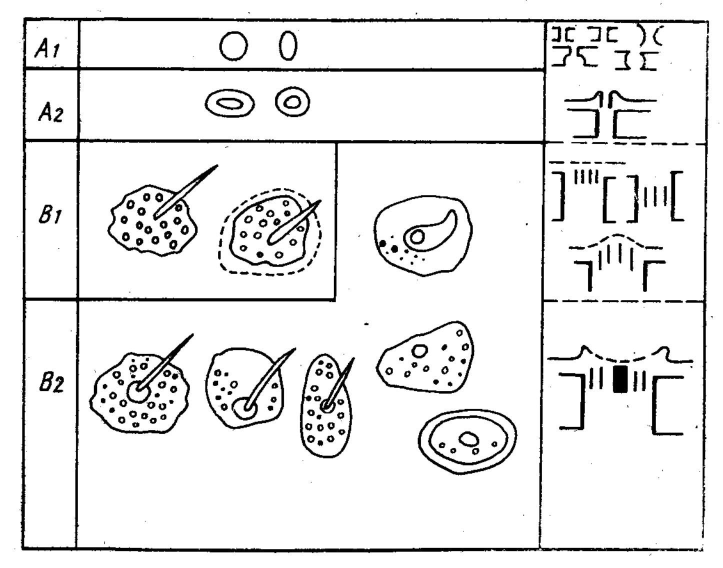


Рис. 77. Типы поровых каналов: *A1* — простые; *A2* — простые окаймленные; *B1* — ситовидные; *B2* — ситовидные с широкой центральной порой (по В. Лангеру, 1973)

дающих внутренней обызвествленной пластинкой, в зоне сращения краевые поровые каналы, нередко извилистые и даже ветвящиеся, образуют так называемую порово-канальную зону. Обычно можно наблюдать лишь отверстия, которыми поровые каналы открываются на наружной поверхности створок и через них выходят несущие осязательную (чувствительную) функцию щетинки.

Асимметрия створок. Хотя створки раковины охватывают тело остракоды с боков, у большинства представителей подклассов Cypridiones и Leperditiiones они никогда не бывают полностью симметричными. Асимметрия проявляется прежде всего в очертаниях и в неодинаковых размерах створок — одна из них (чаще всего левая) больше другой и как бы охватывает меньшую. Нередко характер охвата изменяется на различных краях раковины. Хорошо заметна асимметрия и в устройстве брюшного края, где развиваются особые структуры смыкания створок. Определенные отличия бывают и в скульптуре. Так, у современного вида планктонных остракод Eusarsiella disparalis (отряд Cypridinida, семейство Sarsiellidae) у самок левая створка гладкая, тогда как правая несет боко-

вые и спинные выросты, а также боковые ребра. В случае внешне почти полной симметрии различие между створками может сохраняться в строении замка. В подклассах Bradoriiones и Eridoconchiones створки раковины можно считать совершенно симметричными друг другу.

Ориентировка раковины. Изучение остракод невозможно без правильной идентификации переднего и заднего концов раковины. Эта процедура вызывает особые затруднения при исследовании палеозойских форм, и известно много случаев, когда первоначальная ориентировка впоследствии оказывалась неправильной. В качестве наиболее информативных признаков, используемых для ориентировки раковин подкласса Cypridiones, необходимо указать следующие. Передний конец раковины больше выдается и выше заднего, часто более приостренного к брюшному краю. Переднеспинной угол обычно более тупой, чем заднеспинной. Шипы и крыловидные выступы направлены назад. Шипы, расположенные на переднем крае, могут быть малочисленнее и тоньше, чем на заднем. Если на раковине имеется один бугор, то он обычно расположен в ее передней половине, если бугров два, то передний меньше. У форм с домициальным типом полового диморфизма раковина более вздута из-за наличия выводковой камеры в задней части. Поровоканальная зона обычно шире вдоль переднего края. Центральное мускульное поле несколько смещено в переднюю часть раковины.

СПОСОБ ОБРАЗОВАНИЯ, СТРУКТУРА И СОСТАВ РАКОВИНЫ

У остракод, как и у всех других членистоногих, формирование скелета происходит иначе, чем у остальных беспозвоночных. Эпидермальные клетки выделяют кутикулу, которая покрывает всю поверхность тела и обычно называется хитиновой. На самом деле она состоит из нескольких слоев различного состава. Эпикутикула имеет липидный состав, экзо- и эндокутикула представляют собой сложный белково-мукополисахаридный комплекс, состоящий из различно ориентированных белковых и хитиновых фибрилл. У остракод кутикула наружного листка обычно гиперминерализована карбонатом кальция. В ходе линочного цикла под старой кутикулой после ее частичной резорбции формируется новая кутикула и затем за очень краткое время (в экспериментах — за несколько часов) происходят ее дубление и минерализация. У большинства других беспозвоночных скелет формируется путем аккреции, минерализация новых порций органического матрикса происходит последовательно. Для подкласса Eridoconchiones была характерна задержка в сбрасывании старой раковины, поэтому новая изнутри надстраивает ранее образовавшуюся, что придает такой «псевдораковине» слоистый характер.

Кутикула остракод минерализуется постепенно начиная от краев раковины к ее центру, причем во всем ее объеме, благодаря тому, что подлежащая клетка эпидермиса выделяет ионы кальция и карбоната в контролируемый ею участок кутикулы. Каждый полигон наружной сетчатой скульптуры образуется одной эпидермальной клеткой. Эксперименты с использованием радиоактивного изотопа ^{45}Ca показали, что остракоды в отличие от других ракообразных не запасают необходимый для минерализации кальций в теле и не сорбируют его из старой раковины, а получают этот элемент при формировании каждой новой раковины непосредственно из воды.

Минеральный компонент раковины остракод представлен низкомагнезиальным кальцитом, который откладывается в виде гранул неправильной формы (иногда пластинчатых) в промежутках между хитиновыми фибриллами. Органический матрикс не управляет формой и кристаллографической ориентировкой кристаллитов кальцита.

Представители подкласса Bradoriiones имели тонкую, по всей видимости, преимущественно слабоминерализованную раковину, которая нередко вторично испытывала фосфатизацию. На слабую минерализацию указывают частые диагенетические деформации раковин и отдельных створок в виде разнообразных неправильной формы вмятин и морщин.

У подкласса Leperditiiones, которому свойственна значительная толщина створок (нередко свыше 1 мм), структура раковины своеобразна. Раковина сложена ориентированными субперпендикулярно наружной поверхности плотно упакованными призмами, имеющими поперечник 10—30 мкм. Такой тип структуры получил название призматического. Иногда стенка раковины у этих остракод разделяется на два слоя (результат диагенеза?), внутренний из которых сложен более тонкими призмами (фиброзный слой).

Основная масса остракод, относящаяся к подклассу Cypridiones, характеризуется гранулярным типом структуры раковины без следов какой-либо слоистости. По строению органического матрикса установлены некоторые отличия между Cypridinida и Halocypridida, с одной стороны, и Cypridida — с другой, но информация по этому вопросу остается весьма ограниченной.

РАЗМНОЖЕНИЕ И ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ

Размножаются остракоды половым путем, в популяциях присутствуют самцы и самки. Среди пресноводных остракод довольно широко распространены случаи партеногенеза, как адаптация к сокращенному жизненному циклу в эфемерных водоемах. У некоторых партеногенетически размножающихся видов самцы вообще не установлены. Оплодотворение внутреннее, для чего у самцов имеется весьма сложно устроенный ко-

пулятивный аппарат. Необычной чертой остракод являются уникально большие размеры спермиев, длина которых может в несколько раз превышать длину раковины. В связи с этим семяпроводы имеют оригинально построенную хитиновую выстилку. Яичники располагаются между наружным и внутренним листками.

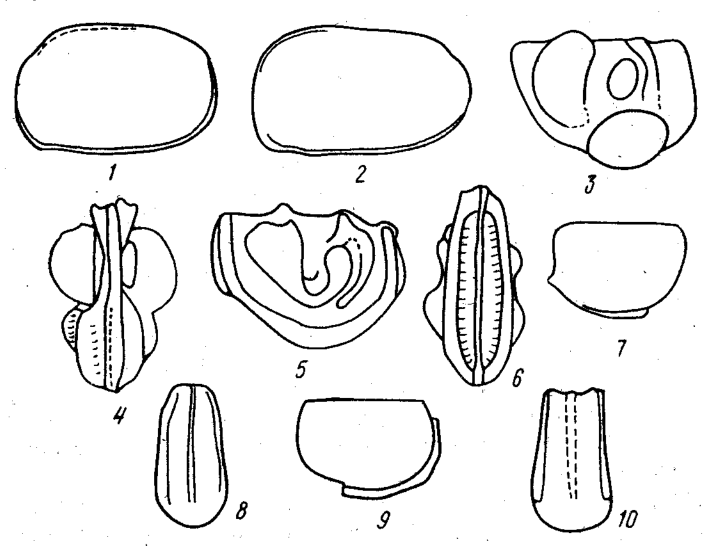


Рис. 78. Половой диморфизм у остракод (по Г. Беккеру, 1968): *1, 2* — домициальный тип, раковина самца (*1*) и самки (*2*) сбоку, Paracypridea (подотряд Cypridina); *3, 4* — домициальный тип, круминальный подтип, раковина самки сбоку (*3*) и с брюшной стороны (*4*), Craspedobolbina (подотряд Beyrichiina); *5, 6* — экстрадомициальный тип, антральный подтип, раковина самки сбоку (*5*) и с брюшной стороны (*6*), Falsipollex (подотряд Hollinina); *7—10* — экстрадомициальный тип, антральный подтип, антрум развит в задней части, раковина самца сбоку (*7*) и с брюшной стороны (*8*), раковина самки сбоку (*9*) и с брюшной стороны (*10*), Primitiopsis (подотряд Primitiopsina)

Развитие яиц происходит либо снаружи, либо внутри раковины в специальной выводковой камере. В первом случае из яйца выходит науплиус (личинка с тремя парами конечностей), во втором — метанауплиус (личинка с 4—5 парами конечностей). Прежде чем достигнуть взрослого состояния, рачок проходит несколько линек, сопровождающихся постепенным усложнением организации — появляются все новые пары конечностей и модифицируются ранее возникшие. Все личинки имеют раковины, способные сохраняться в ископаемом состоянии, это создает необходимость у ископаемых остракод различать личиночные стадии и дефинитивную, что вносит дополнительные трудности при разработке систематики. Раковины разных личиночных стадий различаются не только размером, но и очертаниями, и степенью развития скульптуры и образований,

связанных с половым диморфизмом. Число личиночных стадий изменяется от 4—5 до 8—9 в различных группах.

Особое значение имеет половой диморфизм, который проявляется не только в строении тела, но и в форме раковины. У современных остракод раковины самцов и самок различаются по размеру (у самцов они обычно меньше), очертаниям, наличию выводковой камеры в задней части раковины самок. Такой тип диморфизма получил название домициального. Наибольшего разнообразия и сложности диморфные структуры достигали у ранне- и среднепалеозойских представителей отряда Beyrichiida (рис. 78). Раковины самок этих остракод имеют особые образования для вынашивания яиц на наружной поверхности раковины в ее брюшной и задней частях. Формально эти структуры могут рассматриваться как макроскульптурные образования. Данный тип полового диморфизма называется экстрадомициальным. В соответствии с наличием тех или иных адвентральных структур (маргинальной, велярной и антральной) выделяются несколько подтипов, число и названия которых различаются в классификациях, предложенных разными исследователями.

Наличие целого ряда личиночных стадий и полового диморфизма существенно затрудняет изучение ископаемых остракод, поскольку различающиеся по форме, размерам и макроскульптуре раковины могут принадлежать одному таксону.

ИСТОРИЯ РАЗРАБОТКИ КЛАССИФИКАЦИИ

Первые попытки создания классификации остракод принадлежали зоологам, которые основывали свои построения на особенностях строения конечностей. В 1865 г. норвежский исследователь Г. О. Сарс распределил известные ему пять семейств остракод между четырьмя секциями: Podocopa, Myodocopa, Cladocopa и Platycopa. В качестве основного признака для выделения этих секций Г. О. Сарс использовал строение первых антенн.

Впоследствии немецкий зоолог Г. В. Мюллер (1894) в работе, посвященной описанию остракод Неаполитанского залива, объединил Podocopa и Platycopa в одну трибу Podocopa, а Myodocopa и Cladocopa — в трибу Myodocopa. Позднее, в 1912 г., он присвоил этим двум таксонам ранг подотряда, что больше соответствует современным номенклатурным нормам.

Изучение ископаемых остракод началось в середине XIX в., и наибольших успехов в этом достигли английские палеонтологи Т. Р. Джонс и Дж. У. Киркби. Мезозойские и кайнозойские формы по характерным особенностям строения раковины достаточно легко отождествлялись с современными группами остракод. Однако среди палеозойских остракод большая часть имела столь своеобразную раковину, что они не находили себе места в общей системе. Вместе с тем отсутствие сведений о

строении тела препятствовало их включению в систему современных остракод, а слабое знание всего разнообразия палеозойских представителей этой группы не давало возможности разрабатывать самостоятельные классификации, которые доводились в основном до уровня рода и редко семейства. Лишь к 50-м годам нашего века, благодаря работам палеонтологов — норвежца Г. Хеннингсмуна и шведа В. Януссона, была установлена важность полового диморфизма для построения системы палеозойских остракод.

В 1953 г. Г. Хеннингсмун выделил подотряд Palaeocopa для тех палеозойских форм, которым свойственны прямой спинной край, отсутствие обызвествленной внутренней пластинки и развитие лопастей, желобков, краевых ребер и вздутий.

Первая система, охватывающая как современных, так и ископаемых остракод, была разработана чешским палеонтологом В. Покорны в 1953 г. Класс Ostracoda был разделен им на четыре отряда: Beyrichiida (синоним Palaeocopa Г. Хеннингсмуна), Podocopida, Myodocopida и Leperditiida.

В отечественных «Основах палеонтологии» (1960) впервые была предложена двухуровневая система, в которой наряду с отрядами выделялись и подотряды. Подкласс остракод был разделен на три отряда: Palaeocopida (с подотрядами Leperditiida и Beyrichiida), Myodocopida (с подотрядами Myodocopa и Cladocopa) и Podocopida (с подотрядами Platycopa и Podocopa).

Очень сходная, но более детальная в отношении палеозойских остракод классификация была принята в остракодовом томе американского «Руководства по палеонтологии беспозвоночных» (1961). В нее были включены 5 отрядов, часть из которых содержала подотряды: Archaecopida, Leperditiocopida, Palaeocopida (с подотрядами Beyrichicopina и Kloedenellocopina), Podocopida (с подотрядами Podocopina, Metacopina и Platycopina) и Myodocopida (с подотрядами Myodocopina и Cladocopina).

В последующие годы продолжалось углубленное изучение палеозойских остракод, большая ясность была достигнута в понимании диморфных структур и их роли для распознавания высших таксонов. На этой основе Й. Грюндель, Р. Шаллройтер, Г. Беккер выделили ряд новых категорий подотрядного ранга.

В 1964 г. немецкий палеонтолог К. Мюллер предложил формы, ранее относившиеся к отряду Archaeocopida Sylvestr-Bradley, 1961, но характеризовавшиеся, по его мнению, первично фосфатной минерализацией раковины, часть из которых имела непарную дорсальную пластинку и другие особенности, выделить в подотряд Phosphatocopina, который в 1982 г. он поднял до ранга отряда.

Важный шаг вперед был сделан в 1961 г. польским палеонтологом Ф. Адамчаком. Он выделил аберрантные формы семейств Eridoconchidae и Cryptophyllidae, характеризующиеся наличием линий нарастания на поверхности раковины, выпуклой макушкой с личиночной створкой нередко с двумя буграми и перегородкой внутри, в самостоятельный подотряд Eridostraca.

Немецкий палеонтолог Г. Коцур в 1972 г. предложил объединить валидные, с его точки зрения, отряды остракод в три надотряда: Bradoriamorphes, Myodocopamorphes (включает отряды Myodocopida, Cladocopida и Leperditiida) и Podocopamorphes.

Использование растрового электронного микроскопа, изготовление шлифов и наличие материала прекрасной сохранности (в основном из верхнего девона и нижнего карбона центральных районов Русской плиты) позволили М. Н. Грамму изучить строение центрального мускульного поля и внутренней обызвествленной пластинки у ряда групп палеозойских остракод. По необычному сочетанию этих признаков им выделен ряд новых подотрядов.

В самые последние годы американские зоологи и палеонтологи предложили поднять ранг отрядов Palaeocopida, Myodocopida и Podocopida до подкласса. Новая система остракод недавно была разработана отечественными исследователями для «Руководства по микрофауне СССР». В ней содержатся 13 отрядов и 18 подотрядов, в том числе ряд новых.

Анализ различных классификаций показывает, что в основу выделения таксонов отрядной группы положены следующие признаки: общий план строения раковины и степень ее минерализации, особенности диморфных структур, тип строения мускульных отпечатков, наличие или отсутствие внутренней обызвествленной пластинки. Данные по современным остракодам демонстрируют хорошую корреляцию между строением конечностей и общим планом строения раковины. Это может быть использовано для включения в анализ признаков строения мягкого тела, которые ныне установлены также для ряда вымерших групп.

Система остракод демонстрирует во времени большую стабильность и сохраняет до сих пор принципиальную структуру, намеченную еще Г. О. Сарсом. Основные тенденции ее развития — это дополнение рядом вымерших палеозойских групп, повышение ранга семейств и надсемейств до подотрядов и отрядов. Все это позволяет привести здесь классификацию класса Ostracodiodes, вполне «узнаваемую» для любого специалиста. В связи с общей тенденцией к использованию только типифицированных названий высших таксонов нами произведены некоторые номенклатурные изменения. В частности, такие традиционные названия, как Palaeocopa, Podocopa, Myodocopa, Platycopa, Metacopa, являющиеся описательными, заменены на типифицированные.

В составе форм, ныне относящихся к остракодам, четко вы-

деляются четыре крупные группы, ясно различающиеся по ряду признаков — прежде всего по характеру роста, минерализации и структуре раковины. Они могут рассматриваться в качестве подклассов.

Наиболее своеобразную группу составляет подкласс Bradoriiones, объединяющий кембрийских остракод, чья раковина была первоначально очень слабо минерализована, часто испытывала вторичную фосфатизацию. Замковое сочленение створок отсутствует, спинной край прямой. Раковина может быть одностворчатой, двустворчатой и со срединной дорсальной пластинкой. Последний признак использован для выделения трех самостоятельных отрядов.

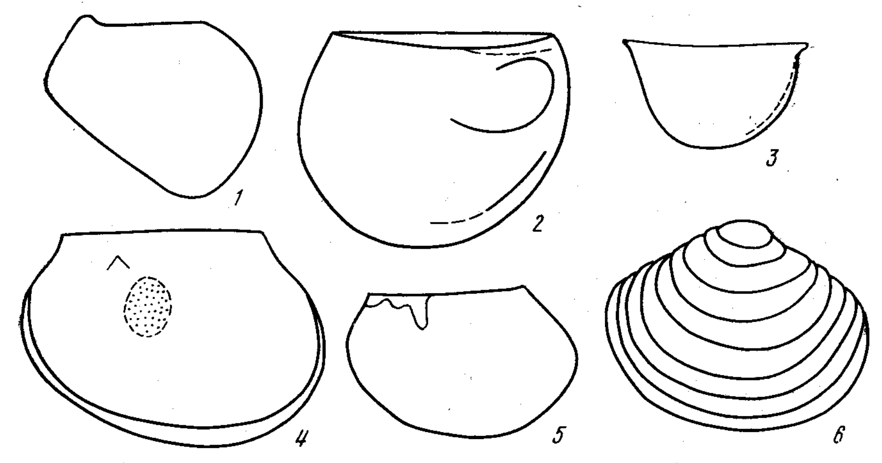


Рис. 79. Типичные представители подклассов Bradoriiones, Leperditiiones и Eridoconchiones: *1* — Bradoria, *2* — Hesslandona, *3* — Dabashanella, *4* — Leperditia, *5* — Isochilina; *6* — Eridoconcha

В подкласс Leperditiiones (рис. 79) может быть выделена также вполне обособленная вымершая группа лепердитоидных остракод отряда Leperditiida. Очень крупные размеры раковины, значительная толщина стенки, имеющей призматическую микроструктуру, и сложная система мускульных отпечатков из многих пятен резко отличают этот подкласс от других остракод. Высказывалось даже мнение, что они не являются остракодами и могут представлять собой особую группу ракообразных.

Основная масса остракод объединена в подкласс Cypridiones (рис. 80, 81), единственный из всех подклассов представленный в современной фауне. Большинство входящих в состав этого подкласса таксонов характеризуются весьма мелкими размерами раковины (обычно до 2 мм), имеющей тонкую стенку гранулярной микроструктуры и лишенной следов слоистости. В составе этого подкласса на основании особенностей строения мягкого тела (число конечностей), характера отпечатков мускула-

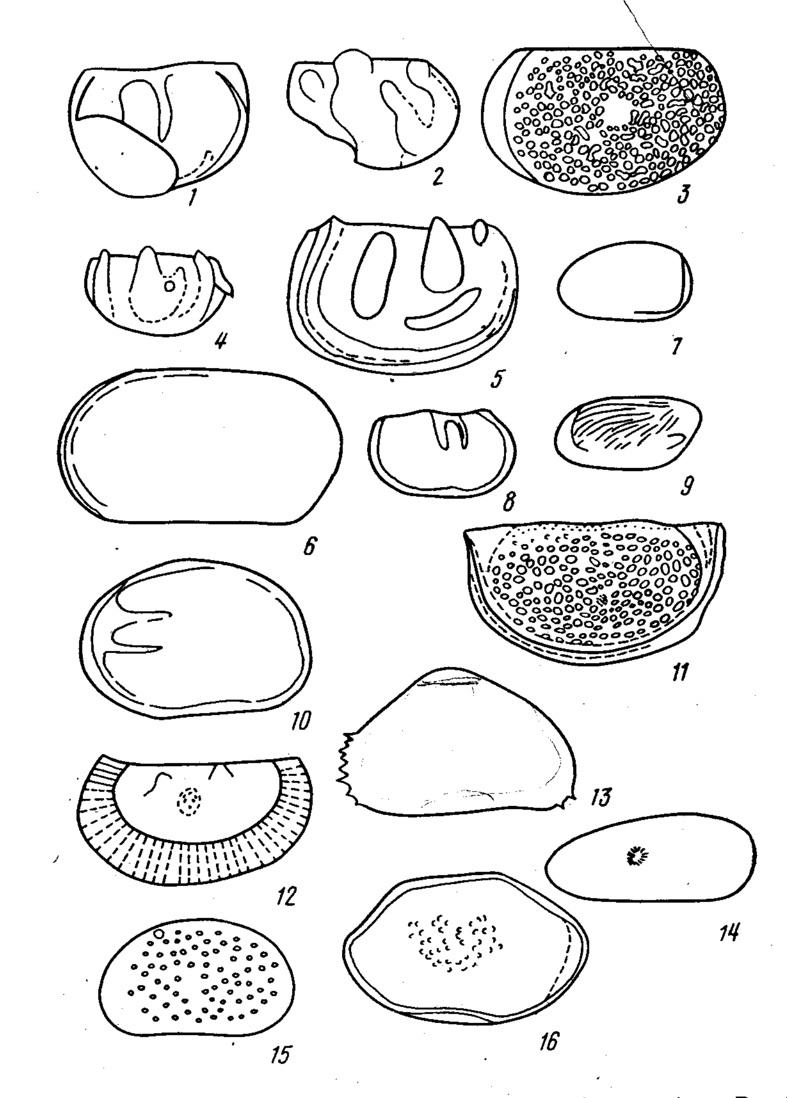


Рис. 80. Типичные представители подкласса Cypridiones: *1* — Beyrichia, *2* — Hollina, *3* — Primitiopsis, *4* — Nodella, *5* — Drepanella, *6* — Cytherella, *7* — Healdia, *8* — Kloedenella, *9* — Quasillites, *10* — Thlipsura, *11* — Kirkbya, *12* — Puncia, *13* — Cypris, *14* — Darwinula, *15* — Cythere, *16* — Bairdia

аддуктора и присутствия или отсутствия внутренней пластинки выделено 6 отрядов. В отряде Beyrichiida подотряды различаются по типу полового диморфизма, а в отрядах Cytherellida и Cypridida — в основном по общему типу строения раковины, замка и отпечатков мускула-аддуктора. Группа из трех отрядов (Cypridinida, Halocypridida и Polycopida), ранее обозна-

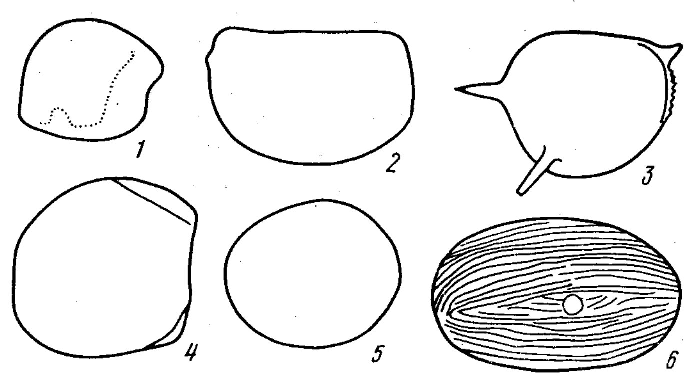


Рис. 81. Типичные представители подкласса Cypridiones из отрядов Cypridinida, Halocyprida и Polycopida: *1* — Cypridina, *2* — Halocypris, *3* — Thaumatocypris, *4* — Entomoconchus, *5* — Polycope, *6* — Entomozoe

чавшихся как Myodocopida, существенно отличается от остальных строением конечностей, наличию у ряда из них инцизуры и ростра и способностью значительного числа форм вести планктонный образ жизни. Подотряд Entomozoina относится к отряду Halocyprida условно, в основном из-за предполагаемого планктонного образа жизни, который в последние годы оспаривается многими исследователями.

Подкласс Eridoconchiones, включающий единственный отряд Eridoconchida, характеризуется многослойной раковиной (результат задержки линьки) с линиями нарастания и ячеистой микроскульптурой, створки лишены замкового сочленения. Субцентральная макушка образована крупным науплиоконхом (личиночной раковиной). Эти признаки, как неоднократно отмечалось в литературе, определенно свидетельствуют о родстве данной группы с конхостраками. Стратиграфическое распространение также не противоречит тому, что эридоконхиды являются предками Conchostraca. Первые представители Conchostraca известны в середине нижнего девона, тогда как эридоконхиды, имевшие наиболее крупную раковину, — в верхнем девоне. Позднедевонские эридоконхиды, несомненно, могли обитать в солоноватоводных (опресненных) бассейнах. Утрата обызвествления у конхострак и дальнейший рост размеров животного и его раковины могли быть связаны с переходом к обитанию в пресных водах.

Таким образом, принятая здесь система класса Ostracodiodes, состоящего из 4 подклассов, 11 отрядов и 14 подотрядов, может быть представлена в следующем виде.

Класс Ostracodiodes Latreille, 1806
- Подкласс Bradoriiones Alekseev, nov.
  - Отряд Dabashanellida Melnikova, 1990
  - Отряд Bradoriida Raymond, 1935
  - Отряд Hesslandonida Müller, 1982
- Подкласс Leperditiiones Alekseev, nov.
  - Отряд Leperditiida Pokorny, 1953
- Подкласс Cypridiones Alekseev, nov.
  - Отряд Beyrichiida Pokorny, 1953
    - Подотряд Beyrichiina Pokorny, 1953
    - Подотряд Hollinina Henningsmoen, 1965
    - Подотряд Primitiopsina Schallreuter, 1986
    - Подотряд Nodellina Becker, 1968
  - Отряд Cytherellida Alekseev, nom. nov.
    - Подотряд Cytherellina Alekseev, nom. nov.
    - Подотряд Kloedenellina Scott, 1961
    - Подотряд Quasillitina Alekseev, nom. nov.
    - Подотряд Punciina Schallreuter, 1968
  - Отряд Cypridida Jones in Chapman, 1901
    - Подотряд Cypridina Jones in Chapman, 1901
    - Подотряд Darwinulina Sohn, 1988
    - Подотряд Cytherina Gründel, 1967
    - Подотряд Bairdiina Gründel, 1967
  - Отряд Cypridinida Alekseev, nom. nov.
  - Отряд Halocyprida Skogsberg, 1920
    - Подотряд Halocypridina Skogsberg, 1920
    - Подотряд Entomozoina Gründel, 1969
  - Отряд Polycopida Alekseev, nom. nov.
- Подкласс Eridoconchiones Alekseev, nom. nov.
  - Отряд Eridoconchida Adamczak, 1961

ОПИСАНИЕ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ

Подкласс Bradoriiones Alekseev, nov.

Раковинка из одной, двух створок или со срединной дорсальной пластинкой, слабо минерализована, часто вторично фосфатизирована. Спинной край прямой, свободный край дугообразно выпуклый. Замок отсутствует. У ряда форм имеется аналог внутренней обызвествленной пластинки. Головной отдел несет три пары конечностей, имеются четыре пары гомономных торакальных ног. Антенны I двуветвистые. Половой диморфизм отсутствует или слабо развит, домициального типа. Морские, по-видимому, бентосные формы. Ранний — поздний кембрий. Состав: 3 отряда.

Отряд Dabashanellida Melnikova, 1990

Раковина одностворчатая, согнутая по дорсальной линии. Имеется аналог внутренней обызвествленной пластинки. Ранний — поздний кембрий. Состав: 2 семейства, 2 рода.

Отряд Bradoriida Raymond, 1935

Раковина двустворчатая, гладкая, обычно с хорошо выраженным глазным бугорком. Макроскульптура может состоять из шипов и лопастей. Ранний — поздний кембрий. Состав: 8 семейств, около 85 родов.

Отряд Hesslandonida Müller, 1982

Раковина двустворчатая, со срединной дорсальной пластинкой, которая может нести шипы или бугорки на переднем и заднем концах. Антенна I маленькая, антенны II и мандибулы хорошо развиты. Четыре пары туловищных конечностей гомономны, их экзоподиты преобразованы в вибраторные пластинки. Средний — поздний кембрий. Состав: 1 семейство, несколько родов.

Подкласс Leperditiiones Alekseev, nov.

Раковина крупная (до 80 мм в длину), с прямым спинным краем и глазным бугорком. Стенка раковины толстая, имеет призматическую структуру. Центральное мускульное поле сложно построено, с большим числом пятен, образующих несколько групп. Замок адонтного или прионодонтного типов. Половой диморфизм не установлен. Строение тела неизвестно. Морские бентосные формы. Ранний ордовик — поздний девон. Состав: 1 отряд.

Отряд Leperditiida Pokorny, 1953

Характеристика отряда совпадает с диагнозом подкласса Leperditiiones Alekseev, nov. Состав: 2 надсемейства, около 40 родов.

Подкласс Cypridiones Alekseev, nov.

Раковина двустворчатая, обычно небольшого (до 2 мм, редко до 30—50 мм) размера, тонкостенная, преимущественно сильно минерализованная. Стенка раковины неслоистая, микроструктура гранулярная. Замок имеется. Внутренняя обызвествленная пластинка может присутствовать или отсутствовать. Тело несет 5—7 пар гетерономных конечностей, состоящих из небольшого числа члеников. Половой диморфизм обычно развит. Ранний ордовик — настоящее время. Состав: 6 отрядов.

Отряд Beyrichiida Pokorny, 1953

Раковина с прямым спинным краем. Макроскульптура у большинства представителей хорошо развита. Отчетливый половой диморфизм домициального и экстрадомициального типов. Внутренняя обызвествленная пластинка отсутствует. Строение тела неизвестно. Морские бентосные формы. Ранний ордовик — поздняя пермь. Состав: 4 подотряда.

Подотряд Beyrichiina Pokorny, 1953

Половой диморфизм домициальный, круминального типа. Средний ордовик — ранний карбон. Состав: 1 надсемейство, около 100 родов.

Подотряд Hollinina Henningsmoen, 1965

Половой диморфизм экстрадомициальный, антрального типа. Ранний ордовик — поздняя пермь. Состав: 2 надсемейства, около 200 родов.

Подотряд Primitiopsina Schallreuter, 1986

Половой диморфизм постдолональный, переходящий в домициальный. Диморфные структуры развиваются на заднем конце раковины. Ранний ордовик — карбон. Состав: 8 надсемейств, около 150 родов.

Подотряд Nodellina Becker, 1968

Половой диморфизм домициального типа. В спинной части створок располагаются обычно хорошо развитые два бугра. Средний ордовик — ранний карбон. Состав: 2 надсемейства, 50 родов.

Отряд Cytherellida Alekseev, nom. nov.

Раковина овальная, вытянутая в длину, чаще всего гладкая, с относительно длинным и прямым спинным краем. Замок просто устроенный, состоит из контактного желобка и гребня, протягивающихся вдоль всех краев створок. Мускульный отпечаток у древних родов многорядный, у мезозойско-кайнозойских форм двухрядный. Внутренняя обызвествленная пластинка узкая или отсутствует. Половой диморфизм домициального типа. Тело несет 6 пар конечностей. Морские бентосные формы. Ордовик — настоящее время. Состав: 4 подотряда.

Подотряд Cytherellina Alekseev, nom. nov.

Раковина гладкая, реже с концентрическим ребром и углублениями в задней части. Мускульный отпечаток многорядный (4—5 рядов) и двухрядный. Половой диморфизм домициального типа. Тело несет 6 пар конечностей. Ранний силур — настоящее время. Состав: 2 надсемейства, около 100 родов.

Подотряд Kloedenellina Scott, 1961

Раковина удлиненно-овальная, с прямым спинным краем. Внутренняя обызвествленная пластинка отсутствует. Половой диморфизм домициального типа. Строение тела неизвестно.

Ранний силур — поздний карбон. Состав: 1 надсемейство, несколько десятков родов.

Подотряд Quasillitina Alekseev, nom. nov.

Раковина удлиненно-овальная, обычно сильно скульптированная продольными, поперечными и концентрическими ребрами. Внутренняя обызвествленная пластинка узкая. Отпечаток мускула-аддуктора агрегатный. Строение тела неизвестно. Морские бентосные формы. Ранний силур — поздняя пермь. Состав: 2 надсемейства, около 30 родов.

Подотряд Punciina Schallreuter, 1968

Раковина удлиненно-овальная, с прямым спинным краем. Поверхность раковины с характерной ячеистой мезоскульптурой. Вдоль свободного края обычно развито разделенное на радиальные лопасти вздутие. Отпечаток мускула-аддуктора лучевой. Половой диморфизм слабо развит. У палеозойских форм строение тела неизвестно. Морские бентосные формы. Ордовик — настоящее время. Состав: 2 надсемейства, около 50 родов.

Отряд Cypridida Jones in Chapman, 1901

Раковина округленно-прямоугольная или близкая к овальной, изменчивая по очертаниям, створки обычно асимметричны. Замок разнообразный, достигает наивысшей у остракод сложности. Внутренняя обызвествленная пластинка хорошо развита, порово-канальная зона широкая. Половой диморфизм домициального типа. Тело несет 7 пар конечностей. Ордовик — настоящее время. Состав: 4 подотряда.

Подотряд Cypridina Jones in Chapman, 1901

Раковина различной формы, чаще всего гладкая, с вогнутым брюшным краем. Отпечаток мускула-аддуктора спирального типа. Морские, солоноватоводные и пресноводные бентосные формы. К этому же подотряду принадлежат так называемые «наземные» остракоды. Ранний карбон — настоящее время. Состав: 1 надсемейство, около 300 родов.

Подотряд Darwinulina Sohn, 1988

Раковина удлиненной формы, гладкая. Отпечаток мускула-аддуктора розеточного типа. Пресноводные и солоноватоводные. Ранний карбон — настоящее время. Состав: 1 надсемейство, около 10 родов.

Подотряд Cytherina Gründel, 1967

Раковина различной формы, часто с хорошо развитой макро- и мезоскульптурой. Отпечаток мускула-аддуктора однорядный. Морские и солоноватоводные бентосные формы. Ордовик — настоящее время. Состав: 1 надсемейство с большим числом семейств, подсемейств и триб, включает около 1000 родов.

Подотряд Bairdiina Gründel, 1967

Раковина овальная, с выпуклым спинным краем и заостренным задним концом, обычно гладкая. Отпечаток мускула-аддуктора центрического типа. Морские бентосные формы. Ранний ордовик — настоящее время. Состав: 1 надсемейство, около 30 родов.

Отряд Cypridinida Alekseev, nom. nov.

Раковина овальная, нередко удлиненно-овальная, с выпуклым спинным краем, обычно хорошо минерализована, нередко крупных размеров (до 20—30 мм в длину), преимущественно гладкая. Инцизура и ростр имеются, нередко присутствует каудальный сифон. Отпечаток мускула-аддуктора спирального типа. Семь пар конечностей, седьмая из них удлиненная, червеобразная, имеется срединный глаз. Морские бентосные и планктонные формы. Силур (?), ранний триас — настоящее время. Состав: 3 надсемейства, около 100 родов.

Отряд Halocypridida Skogsberg, 1920

Раковина округлая и удлиненно-овальная с расположенным вблизи спинного края ростром, который может отсутствовать, преимущественно гладкая, крупных размеров, слабо минерализована. Отпечаток мускула-аддуктора лучевого типа, состоит из большого числа тесно расположенных удлиненных (клиновидных) пятен. Семь пар конечностей, седьмая из них сильно укорочена и несет две щетинки. Срединный глаз отсутствует. Морские, преимущественно планктонные формы. Ордовик — настоящее время. Состав: 2 подотряда.

Подотряд Halocypridina Skogsberg, 1920

Характеристика совпадает с диагнозом отряда. Ранний силур — настоящее время. Состав: 3 надсемейства, около 50 родов.

Подотряд Entomozoina Gründel, 1969

Раковина удлиненно-овальная, гладкая либо с характерной продольной или концентрической ребристой скульптурой и одной (реже двумя) бороздой. Ростр и инцизура отсутствуют.

Строение тела неизвестно. Морские, возможно, планктонные формы. Средний ордовик — ранняя пермь. Состав: 1 надсемейство, около 30 родов.

Отряд Polycopida Alekseev, nom. nov.

Раковина округлая, с выпуклым спинным краем, гладкая, без инцизуры и ростра, сравнительно небольших размеров. Отпечаток мускула-аддуктора трехпятенный. Пять пар конечностей. Срединный глаз отсутствует. Морские бентосные, преимущественно интерстициальные формы. Ранний карбон — настоящее время. Состав: 1 надсемейство, около 10 родов.

Подкласс Eridoconchiones Alekseev, nom. nov.

Раковина двустворчатая, хорошо обызвествленная, коротко-овальная, нередко субтреугольных очертаний, с хорошо выраженной субцентральной макушкой. Состоит из различного числа (от 2—3 до более 20) не сброшенных при линьке карапаксов, на наружной поверхности раковины границы между ними выглядят как линии нарастания. Макушка образована личиночной створкой, часто несет два бугра. Внутри под макушкой может находиться вертикальная перегородка. Замковое сочленение створок отсутствует. Микроскульптура ячеистая. Морские и, по-видимому, солоноватоводные бентосные формы. Ордовик — ранний карбон. Состав: 1 отряд.

Отряд Eridoconchida Adamczak, 1961

Характеристика отряда совпадает с диагнозом подкласса. Состав: 1 надсемейство, около 10 родов.

ЭКОЛОГИЯ

Остракоды — водные организмы, приспособившиеся к обитанию в морских, солоноватоводных и пресноводных водоемах. Некоторые группы остракод (особенно из семейства Cyprididae) являются эвригалинными и способны обитать в гиперсоленых водах с концентрацией солей до 200‰. В то же время в экваториальном поясе (в Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, на Мадагаскаре и в Африке), в районах с гумидным климатом и даже на Дальнем Востоке известны остракоды, адаптировавшиеся к обитанию в заполненных водой дуплах деревьев, во влажной листве и почве лесов. Установлены также виды, живущие в подземных водоемах, в том числе таких необычных биотопах, как горячие источники и глубокие колодцы в Каракумах.

Среди морских остракод преобладают бентосные формы, обитающие на водорослях, камнях, эпибионтных беспозвоночных и на поверхности грунта. Известны также зарывающиеся и интерстициальные формы (мезопсаммон), для которых характерны продолговато-удлиненная раковина, уменьшение размеров, исчезновение скульптуры и появление спинно-брюшного уплощения.

В планктоне современных морей и океанов значительную роль играют встречающиеся на различных глубинах и достигающие весьма крупных размеров представители отрядов Cypridinida и Halocypridida. Некоторые исследователи полагают, что планктонными были и палеозойские Entomozoina, обладавшие тонкой и слабоминерализованной раковиной, с небольшим числом широко распространенных видов, приуроченных к глубоководным фациям.

Подавляющее большинство остракод являются свободноживущими формами, но известны также паразитические (в жаберной полости речных раков) и комменсальные (на изоподах, губках, морских звездах, морских ежах и офиурах) остракоды.

По типу питания остракоды весьма разнообразны, многие из них принадлежат к группе всеядных. Одни питаются преимущественно водорослями, другие — типичные трупоядь, третьи — детритофаги. Значительное число видов (особенно среди отрядов Cypridinida и Halocypridida) — сестонофаги (фильтраторы).

На морском шельфе, особенно в прибрежной зоне, где существуют сложные системы мелководных лагун и эстуариев, остракоды образуют значительное число специфических сообществ, связанных с определенными глубинами, грунтами, гидродинамикой и соленостью и отличающихся характерной таксономической структурой и особым набором доминирующих форм. Это позволяет использовать кайнозойских остракод в целях палеогеографических реконструкций. Среди морских кайнозойских остракод выделены так называемые психросферические остракоды, адаптированные к обитанию в холодных и богатых кислородом глубоких придонных водах. Содержание кислорода может определяться по ширине вестибюля и степени развития внутренней обызвествленной пластинки у раковин рода Krithe, что позволило реконструировать изменения этого параметра в ряде позднемеловых и палеогеновых морских бассейнов. У Cytheracea замечена связь между вариациями скульптуры в пределах одного вида и колебаниями содержания O_2.

На территории Западной Европы среди остракод позднего девона и раннего карбона выделены три типа фациальных комплексов: энтомозоациевый (преобладают гемипелагические формы), тюрингский (доминируют виды с шипастыми раковинами — обстановка глубокого холодноводного шельфа) и мелководно-шельфовый (толстостенные раковины отрядов Cypridida, Cytherellida).

Остракоды, обитающие в пресноводных озерных водоемах, чутко реагируют на изменение анионного состава и щелочно-

сти воды. Это позволило восстановить плейстоцен-голоценовую историю развития ряда крупных озерных бассейнов Африки. Обитатели пресных вод характеризуются сокращенным жизненным циклом, что обеспечивает возможность существования в эфемерных и пересыхающих водоемах.

Первые пресноводные остракоды известны с раннего карбона, но заметную роль в пресноводной биоте они начинают играть чуть позже, со среднекаменноугольной эпохи.

В нормально-морских отложениях раковины остракод редко встречаются в очень больших количествах, и они, как правило, не являются породообразователями. Но в солоноватоводных или краевых морских бассейнах с соленостью, отклоняющейся от нормальной, немногие таксоны остракод (а часто лишь один вид) получают исключительно пышное развитие. Раковины остракод в таких обстановках могут накапливаться в массовом количестве, давая начало прослоям и отдельным маломощным пластам остракодовых известняков.

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ

Филогенетические связи между основными стволами остракод, своими корнями уходящими в ранний палеозой, до сих пор остаются плохо известными, что связано прежде всего с недостаточной изученностью ранних представителей этой группы ракообразных. Подкласс Bradoriiones существовал только в течение кембрия, тогда как другие три подкласса появляются почти одновременно в ордовике. Есть основания полагать, что какие-то, возможно, различные представители Bradoriiones дали начало подклассам Leperditiiones и Cypridiones (вероятно, каким-то Beyrichiida). Корни Eridoconchiones установить не удается, хотя известно ордовикское семейство Conchoprimitiidae, на раковинах которого имеется одна линия нарастания, но остальные признаки не совпадают с таковыми семейства Eridoconchidae.

Не менее сложные проблемы возникают при реконструкции взаимоотношений внутри подкласса Cypridiones. Обычно считается, что отряд Beyrichiida является предковым для остальных ветвей этого подкласса, но конкретные переходные группы пока не могут быть указаны.

По соотношению представителей различных групп остракод можно выделить 7 крупных этапов в развитии этого класса (рис. 82). Рубежи между этапами обозначены условно и требуют уточнения.

I. Кембрий. Кембрийские остракоды принадлежали лишь подклассу Bradoriiones, который достиг своего расцвета в среднекембрийскую эпоху. Вследствие слабой минерализации их раковин они плохо сохранились в ископаемом состоянии и начали детально изучаться лишь недавно. По-видимому, в это время остракоды уже имели глобальное распространение.

Периоды
Распространение
Этапы развития
Неоген
Палеоген
Мел
Юра
Триас
Пермь
Карбон
Девон
Силур
Ордовик
Кембрий
Bradoriiones
Leperditiiones
Hollinina
Primitiopsina
Nodellina
Kloedenellina
Quasillitina
Cytherelliria
Punciina
Cytherina
Bairdiina
Cypridina
Darwinulina
Entomozoina
Cypridinida
Halocypridina
Polycopida
Eridoconchiones
Beyrichiida
Cytherellida
Cypridida
Halocypridida
VII
VI
V
IV
III
II
I

Рис. 82. Геологическое распространение высших таксонов остракод

II. Ордовик. В ордовике возникают подклассы Leperditiiones, Eridoconchiones и Cypridiones. В тремадокском веке остракоды были еще очень редки, но начиная с аренига испытывают резкую диверсификацию. Со среднего ордовика существуют все подотряды отряда Beyrichiida, доминировавшего среди ордовикских сообществ остракод. В это же время появляются первые, хотя и немногочисленные, Cytherellida (надсемейство Kirkbyacea). Остаются редкими возникшие в этом периоде Cytherina и Bairdiina из отряда Cypridida.

III. Силур — девон. В силуре достигает расцвета отряд Leperditiida, появляются сразу несколько подотрядов из отряда Cytherellida. Наряду с Beyrichiida последние формируют ядро остракодовых комплексов силура и девона. В позднем девоне испытывают расцвет Entomozoina. В конце девонского

периода вымирают лепердитииды и практически исчезают эридоконхиды, резко сокращается разнообразие Beyrichiina и Hollinina.

IV. Ранний карбон. В определенной степени этот этап носит переходный характер между III и V этапами. В конце раннекаменноугольной эпохи исчезают многие древние, раннепалеозойские группы остракод: подотряды Beyrichiina, Nodellina, Kloedenellina. В это же время появляются подотряды Cypridina, Darwinulina и отряд Polycopida. Конец раннего карбона знаменуется формированием группы остракод, приспособившихся к обитанию в пресноводных бассейнах.

V. Средний карбон — пермь. На протяжении этого отрезка геологической истории в комплексах остракод преобладали различные группы отряда Cytherellida, а также подотряда Bairdiina из отряда Cyprididа. Пресноводные водоемы в массах населяли представители подотряда Darwinulina. В конце пермского периода, на одном из наиболее критических рубежей в истории развития биоты, вымирают последние формы из отряда Beyrichiida (подотряд Hollinina) и из подотряда Quasillitina, а также последние Entomozoina.

VI. Триас — ранняя юра. Хотя в триасовом периоде облик остракодовых сообществ существенно меняется за счет исчезновения многих палеозойских групп, тем не менее они сохраняют много черт, связывающих их со среднекаменноугольным — пермским этапами развития остракод. Это выражается прежде всего в преобладании представителей подотряда Cytherellina. Среди пресноводных форм продолжают доминировать Darwinulina. Однако несколько растет разнообразие подотрядов Cytherina и Cypridina, типичных для мезозоя и кайнозоя.

VII. Средняя юра — голоцен. Данный этап характеризуется прогрессирующим ростом разнообразия подотрядов Cytherina среди морских форм и Cypridina среди пресноводных. Подотряд Cytherellina утрачивает свое значение, являясь доживающей группой. По-видимому, этот этап, знаменующий формирование современного облика фауны остракод, может быть разделен на ряд подэтапов. Из переломных рубежей следует отметить границу юры и мела, когда резко растет разнообразие в подотряде Cypridina, и середину раннего мела, отмеченную экспоненциальным возрастанием скорости диверсификации среди Cytherina. Довольно заметные сдвиги происходили и на рубеже мела и палеогена, когда вымерло значительное число видов и родов, но они не привели к принципиальным изменениям.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Несмотря на широкое распространение и частую встречаемость, остракоды не приобрели столь важного значения в биостратиграфии, как фораминиферы, конодонты и кокколитофориды. Отчасти это объясняется слабой изученностью и огромным морфологическим разнообразием, сочетающимся с явлением полового диморфизма, что затрудняет определение. Это также связано с бентосным образом жизни большинства остракод, их крайней чувствительностью к изменениям различных параметров внешней среды. Тесная связь с фациями определяет пестроту распределения комплексов в разрезах, быструю их сменяемость на площади палеобассейна в зависимости от характера грунта, глубины, температуры и аэрации придонных вод.

Вместе с тем остракоды начиная со среднего карбона широко расселились в пресноводных водоемах. Их остатки часто встречаются в континентальных отложениях верхнего палеозоя — кайнозоя. Поскольку континентальные осадки бедны фоссилиями, роль остракод для их расчленения значительно выше, чем для морских образований. В качестве примера можно привести континентальные толщи верхней перми и триаса Русской плиты и Прикаспия, в которых по комплексам остракод прослежены региональные стратиграфические подразделения (горизонты). Ведется разработка зональной шкалы для меловых и кайнозойских континентальных отложений Китая.

Определенные успехи достигнуты и в стратиграфическом использовании остракод, обитавших в морских бассейнах. Сделаны попытки разработки зональных схем по остракодам для ордовика Прибалтики, силура Подолии и арктических районов России, ордовика Сибирской платформы и Северо-Востока России, верхнего девона и нижнего карбона Восточно-Европейской платформы. Они широко прослеживаются в верхнем девоне и нижнем карбоне, установленные первоначально в Тюрингии и Рейнских Сланцевых горах и приуроченные к глубоководным фациям, в которых развиты представители подотряда Entomozoina.

Предложены также зональные схемы для мела Средней Азии, палеогена Западной Европы, неогеновых отложений Центрального и Восточного Паратетиса. Однако применимость этих схем, устойчивость зональных комплексов по площади требуют серьезной проверки. Весьма немного сделано по разработке биогеографии остракод, что необходимо для решения биостратиграфических задач, возникающих при межрегиональной корреляции.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ

Методы выделения раковин остракод из пород и применяемые при их исследовании приемы в целом сходны с таковыми для фораминифер. Вместе с тем имеется ряд отличий. Поскольку в породах остатков остракод обычно меньше, чем раковин фораминифер, то масса отбираемых проб должна быть не менее 0,5 кг и желательно около 1 кг. При отборе проб из палеозойских отложений перспективные уровни выбираются пу-

тем просмотра выветрелых поверхностей и свежих сколов под лупой.

Дезинтеграция пород должна проводиться с большой осторожностью, так как раковины и отдельные створки остракод весьма хрупки и часто несут нежные скульптурные украшения, тонкие шипы и иглы, которые легко утрачиваются при небольших механических воздействиях. Для выделения остракод из палеозойских карбонатных пород широко используют методы прокаливания с последующим резким охлаждением, сплавления с гипосульфитом и растворения в слабом (5—7%) растворе уксусной кислоты. Последний метод дает прекрасные результаты, причем не только в том случае, когда раковины вторично окремнены. Окремненные раковины очень хорошей сохранности выделяются из ледниковых валунов ордовикских и силурийских пород, широко распространенных в четвертичных отложениях прибалтийских районов Северной Европы. Однако наилучший материал может быть получен из слабосцементированных глинистых и карбонатно-глинистых пород, а также писчего мела. Писчий мел поддается дезинтеграции только путем многократного (до 20—30 циклов) сплавления с гипосульфитом. Из кремнистых пород раковины остракод можно выделять путем обработки проб в растворе HF (30—40%).

Изучение раковин остракод, выделенных из породы, невозможно без рутинного использования растрового (сканирующего) электронного микроскопа, который позволяет получить прекрасные (в том числе стереоскопические) фотографии раковин с хорошим разрешением и выявить тонкие особенности скульптуры, строения замка, центрального мускульного поля и диморфных скульптур. Характер свободного края (зоны смыкания створок на брюшном краю) изучается в ориентированных шлифах и на просвет с помощью оптического микроскопа. Некоторые элементы строения раковин лучше распознаются после вторичной флюоритизации в плавиковой кислоте (HF).

Задания для самостоятельной работы

1. Составьте сравнительную таблицу признаков подклассов класса Ostracodoides.
2. Составьте сравнительную таблицу признаков отрядов подкласса Cypridiones.
3. Составьте сравнительную таблицу признаков подотрядов отряда Beyrichiida.
4. Сгруппируйте подотряды по образу жизни входящих в них представителей.
5. На основании приведенных сведений предложите свой вариант филогенетических взаимоотношений основных групп остракод.

КЛАСС CONODONTA. КОНОДОНТЫ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Название «конодонты» применяется для обозначения микроскопических зубовидных остатков, впервые открытых и описанных в 1856 г. Христианом Пандером, а также в качестве таксономического названия для группы вымерших организмов, которым эти остатки принадлежали. В настоящее время, когда в значительной степени выяснены строение скелетных аппаратов этих древних животных, особенности их биологии и определено с достаточной достоверностью их положение в системе органического мира, все более утверждается использование термина «конодонты» в качестве таксона животного царства. Для изолированных скелетных частей применяется название «конодонтовые элементы», а для совокупности конодонтовых элементов, составляющих весь скелетный ансамбль, — название «конодонтовый аппарат». Конодонтовые элементы в изолированном состоянии известны более 130 лет, конодонтовые аппараты впервые были описаны в 1934 г., и лишь в последние годы получены сведения о строении мягкого тела животных.

СТРОЕНИЕ ИЗОЛИРОВАННЫХ КОНОДОНТОВЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И АППАРАТОВ

Скелетные части конодонтов в ископаемом состоянии встречаются обычно в виде изолированных элементов, составлявших околоротовой аппарат, функцией которого было добывание и/или переработка пищи.

Изолированные элементы представляют собой единичные конические зубы (так называемые простые конусы, кониформные элементы), сложные многозубчатые образования пилообразной формы (так называемые стержневидные, рамиформные элементы) или гребнеобразной с узким (листовидные элементы) или расширенным (платформенные элементы) основанием.

Минеральная составляющая скелета представлена фосфатом кальция с общей формулой

$$Ca_5Na_{0,14}(PO_4)_{3,01}(CO_3)_{0,16}F_{0,73}(H_2O)_{0,85},$$

т. е. минералами группы апатита (франколит, даллит, левистонит). Твердость около 5 по шкале Мооса, плотность от 2,84 до 3,10 г/см^3. В качестве примесей обнаружено присутствие около 40 элементов, в том числе редкоземельные. В составе скелетных остатков содержится несколько процентов органического вещества белковой природы. Термальная деградация этой органической составляющей изменяет цвет конодонтовых элементов от прозрачного желтовато-янтарного (неизмененное вещество) до темно-коричневого, черного и стеклянно-прозрачного (максимальный прогрев), что позволяет судить о термальной истории вмещающих пород и степени катагенеза органического вещества в них.

В простейшем случае единичный зубчатый кониформный элемент (рис. 83) имеет в расширенной части, называемой основанием, углубление — базальную полость, которая может

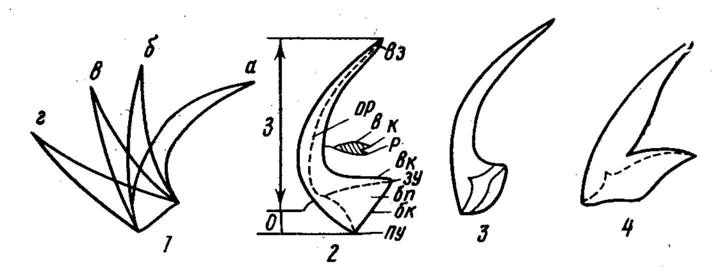


Рис. 83. Морфология и терминология простых конических элементов конодонтов: *1* — форма зубца (*а* — наклоненный вперед; *б* — прямой, *в* — наклоненный назад; *г* — изогнутый); *2* — основные морфологические элементы и термины: *бк* — базальный край, *бп* — базальная полость, *в* — валик, *вз* — вершина зубца, *вк* — верхний край, з — зубец (главный зубец), *зу* — задний угол, *к* — киль, *о* — основание, *ор* — ось роста, *пу* — передний угол, *р* — ребро; *3* — негеникулятный элемент; *4* — геникулятный элемент

быть очень глубокой, проходящей далеко к вершине зубца, или очень мелкой. Направление, в котором изогнут зубец и/или вершина базальной полости, принято в качестве заднего направления, вогнутая сторона соответственно называется задней, выпуклая — передней. Поперечное сечение элемента может быть округлым или иной формы, симметричным или асимметричным. В последнем случае элементы являются парными. Более выпуклая боковая сторона элемента — наружная, менее выпуклая или вогнутая — внутренняя. Если при ориентировке элемента зубцом вверх наружная сторона при взгляде сверху располагается справа — это правый элемент, если слева — левый. Любая из сторон коniформного элемента может нести гребни и разнообразную орнаментацию: ребра, борозды, бугорки, ямки и т. д.

В базальной полости, иногда выходя далеко за ее пределы, могут сохраняться остатки минерализованной ткани, которая носит название базального заполнения или базального каллуса, а в тех случаях, когда она представлена в виде хорошо морфологически сохранившегося образования, — базальной пластины. Таким образом, элементы скелетного аппарата конодонтов в полном виде состояли из двух частей: базальной пластины и кроны. По минеральному составу обе части представлены минералами группы апатита, но существенно различаются внутренним строением. Крона образована тонкими ламеллями, представляющими собой полосы нарастания. Ламелли сложены удлиненными вдоль оси зубца призматическими волокнистыми кристаллитами апатита до нескольких микрон в поперечнике. Вдоль осевой линии зубца вещество обычно неламеллярного сложения, непрозрачное, так называемый «белый материал»; у некоторых форм им сложен почти весь элемент. По структуре «белый материал» напоминает эмаль позвоночных и, как

и последняя, представляет собой гиперминерализованную ткань. Наличию «белого материала» придавалось большое значение, на основании чего конодонты делились на группы «гиалиновых» и «альбидных» (гр. albus — белый), которые рассматривались в ранге отрядов.

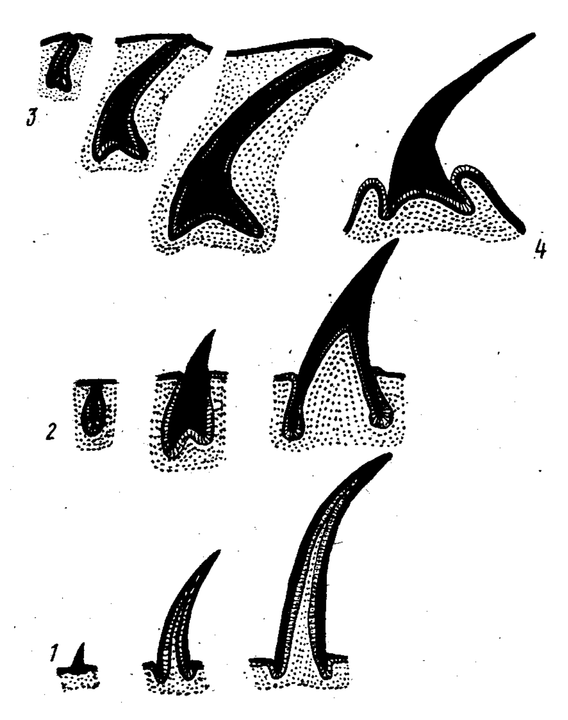


Рис. 84. Схема образования конодонтовых элементов: *1* — протоконодонтового, *2* — параконодонтового, *3* — эуконодонтового, *4* — «рабочее» положение элемента

По микроскопическому строению и характеру нарастания вещества, слагающего зубец, среди простых конусов выделяют три группы: протоконодонты, параконодонты и эуконодонты. Различия в способе образования тех и других свидетельствуют о том, что это не гомологичные или не полностью гомологичные образования. Наличие группы параконодонтов, обладающих переходным типом нарастания вещества, позволяет связывать между собой прото- и эуконодонты. На рис. 84 показано строение этих трех групп и дано объяснение особенностей нарастания вещества кроны. Нарастание вещества у протоконодонтов происходило со стороны базальной полости; таким образом, сами по себе конодонтовые элементы были производными наружного эпителия. У параконодонтов, судя по тому, что нарастание вещества элементов происходило по краю ба-

зальной полости, необходимо предполагать частичное погружение нижней части элементов в эпителиальную складку. В функционирующем состоянии элементы могли выдвигаться из нее. У эуконодонтов эта складка была значительно глубже, так что в нее мог погружаться целиком весь элемент, а образование скелетного вещества происходило главным образом за счет секреции эпителиальных клеток, когда элемент находился в покоящемся «нерабочем» положении и нарастание скелетных слоев происходило снаружи.

Таким образом объясняется один из основных парадоксов в строении конодонтовых элементов с их зубовидной морфологией, явно отвечающей «зубной» функции (хватательной, режущей, раздавливающей и т. п.), и с наружным способом нарастания слоев кроны.

Базальная пластина также имеет ламеллярное строение, однако ламелли более широкие, в их структуре отсутствуют ориентированные волокнистые кристаллиты, а сами ламелли пронизаны порами. В тех случаях, когда сохраняются морфологически хорошо оформленные пластины, в их составе присутствует ламеллярная ткань разных генераций, а также губчатый материал. В целом их сложение напоминает кость позвоночных животных. Вследствие рыхлости сложения базальные пластины редко сохраняются при обычных кислотных методах выделения конодонтовых элементов из породы. Возможно, что у многих форм базальные пластины были слабо минерализованы при жизни и не сохранялись в ископаемом состоянии. Поэтому в большинстве случаев исследователи имеют дело лишь с кроной. Морфология этих элементов и рассматривается в дальнейшем.

Образование сложных многозубчатых элементов из простых кониформных происходило, вероятно, двумя путями: за счет разрастания гребней в основании элемента и появления на нем зазубренности верхнего края или за счет срастания рядов единичных простых зубчиков, каждый из которых первоначально имел самостоятельную закладку. Этот вопрос требует специального изучения. Независимо от происхождения у всех сложных элементов имеется зубец, который обычно превышает по своей величине остальные и называется главным зубцом. В тех случаях, когда он не выражен на верхней стороне, его положение определяется по вершине базальной полости.

Несмотря на большое морфологическое разнообразие, в строении сложных элементов имеются общие особенности, позволяющие выделить среди них несколько типов, которые были унаследованы, вероятно, от исходных простых конических элементов и не зависят от сложности собственной морфологии элемента. Этот общий план строения отражает, по-видимому, топографическое (относительно плоскости симметрии животного), анатомическое и/или функциональное положение в аппарате. Полагают, что элементы одинакового плана строения

являются гомологичными, иногда их называют викарирующими. Особенности морфологии элементов разного типа и терминология их частей приведены на рис. 85, 86. Схема расположения и обозначения гомологичных элементов в наиболее дифференцированном аппарате постраннеордовикских конодонтов отряда Polygnathida дана на рис. 87.

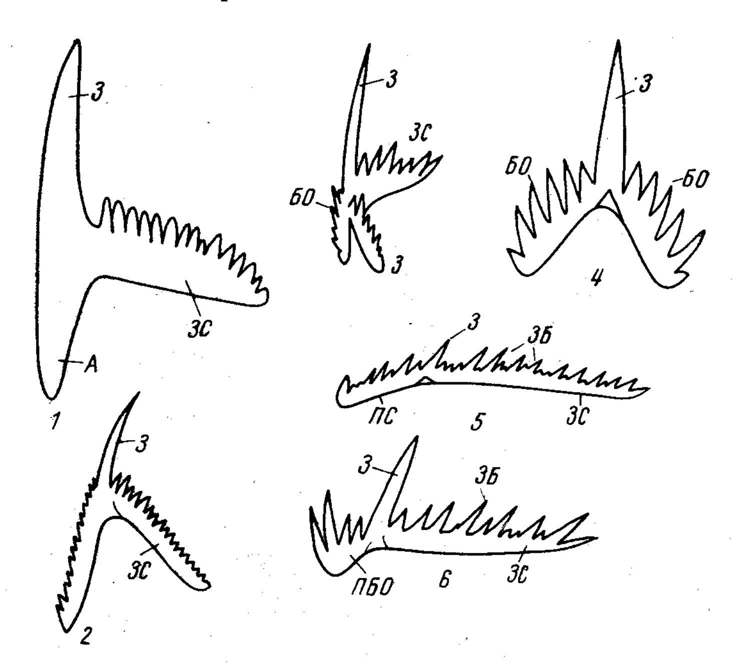


Рис. 85. Морфология и терминология сложных элементов конодонтов: *1*, *2* — *M*-элементы киркообразной формы с передним положением главного зубца; *3*, *4* — *Sa*-элементы с симметричными боковыми отростками и задним стержнем, который может отсутствовать; *5* — *Sc*-элемент стержневидный с передним и задним стержнями, подходящими к зубцу под тупым углом; *6* — *Sb*-элемент стержневидный с зубчатыми задними стержнем и боковым отростком, причленяющимися к зубцу под прямым или острым углом; *А* — антизубец, *БО* — боковой отросток, *З* — зубец (главный зубец), *ЗБ* — зубчики, *ЗС* — задний стержень, *ПБО* — переднебоковой отросток, *ПС* — передний стержень

M-элемент (обозначение по первой букве греческого слова macula — кирка) — простой конический (геникулятный) либо сложный стержне- или листовидный элемент, у которого главный зубец занимает переднее положение; имеются задний зазубренный отросток и отросток, направленный вниз (антизубец), который также может быть зазубренным.

S-элементы — стержневидные пилообразные, имеющие кроме хорошо выделяющегося главного зубца (который занимает сдвинутое вперед, но не краевое положение) задний, передний и боковые отростки. Эти элементы составляют в аппарате се-

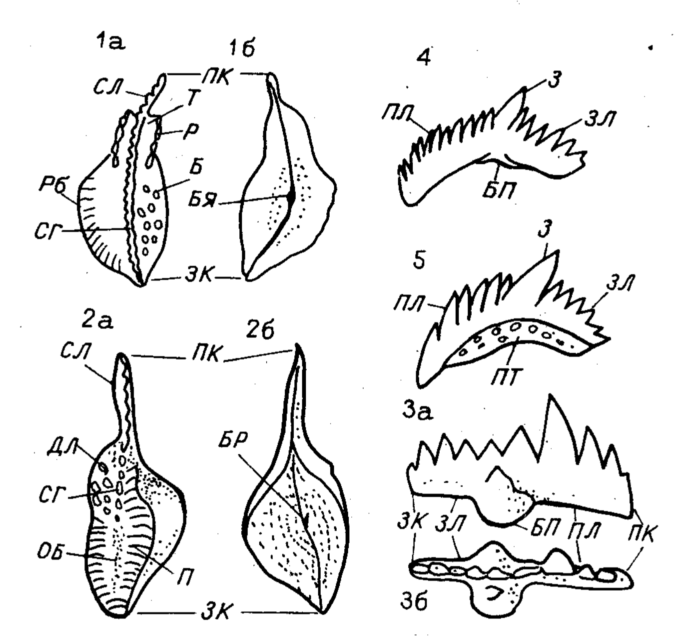


Рис. 86. Морфология и терминология пектиниформных (гребневидных) элементов: *1, 2* — *Pa*-элементы, платформенные (*а* — вид сверху, *б* — снизу): *1* — планатный тип — базальная полость представлена базальной ямкой, платформа образована за счет разрастания боковых сторон элемента, *2* — скафатный тип — базальная полость расширена, платформа образована за счет разрастания базальной полости; *3* — *Pa*-элемент, листовидный (*а* — сбоку, *б* — сверху); *4, 5* — *P*-элементы (вид сбоку); *4* — листовидный, *5* — платформенный; *Б* — бугорки, *БР* — базальное расширение, *БЯ* — базальная ямка, *З* — зубец, *ЗК* — задний конец, *ЗЛ* — задний лист, *ОБ* — осевая борозда, *П* — парапет, *ПК* — передний конец, *ПЛ* — передний лист, *Р* — ростр, *Рб* — ребрышки, *СГ* — срединный гребень, *СЛ* — свободный лист, *Т* — трог

рию переходных по своей общей морфологии и симметрии элементов. *Sa*-элемент трехстержневой с задним (иногда может отсутствовать) и симметрично расположенными боковыми отростками. *Sb*-элемент состоит из заднего отростка и бокового отростка, отходящего от главного зубца под резким углом (тупым или острым). Элемент *Sc* имеет задний и передний отростки, слегка отклоняющиеся в сторону. Характер зубчатости и микроорнаментация элементов одной *S*-серии общий, что свидетельствует о их принадлежности к одному аппарату. У *Sb*- и *Sc*-элементов передний или боковой отросток, отклоняется от оси заднего стержня в разные стороны и элементы парные: правые и левые. Иногда выделяют еще один элемент серии — *Sd*. Однако одни исследователи обозначают этим термином симметричный непарный элемент с четырьмя (передний, задний и два боковых) отростками, другие — парный элемент, у которого боковой отросток отходит под прямым углом к

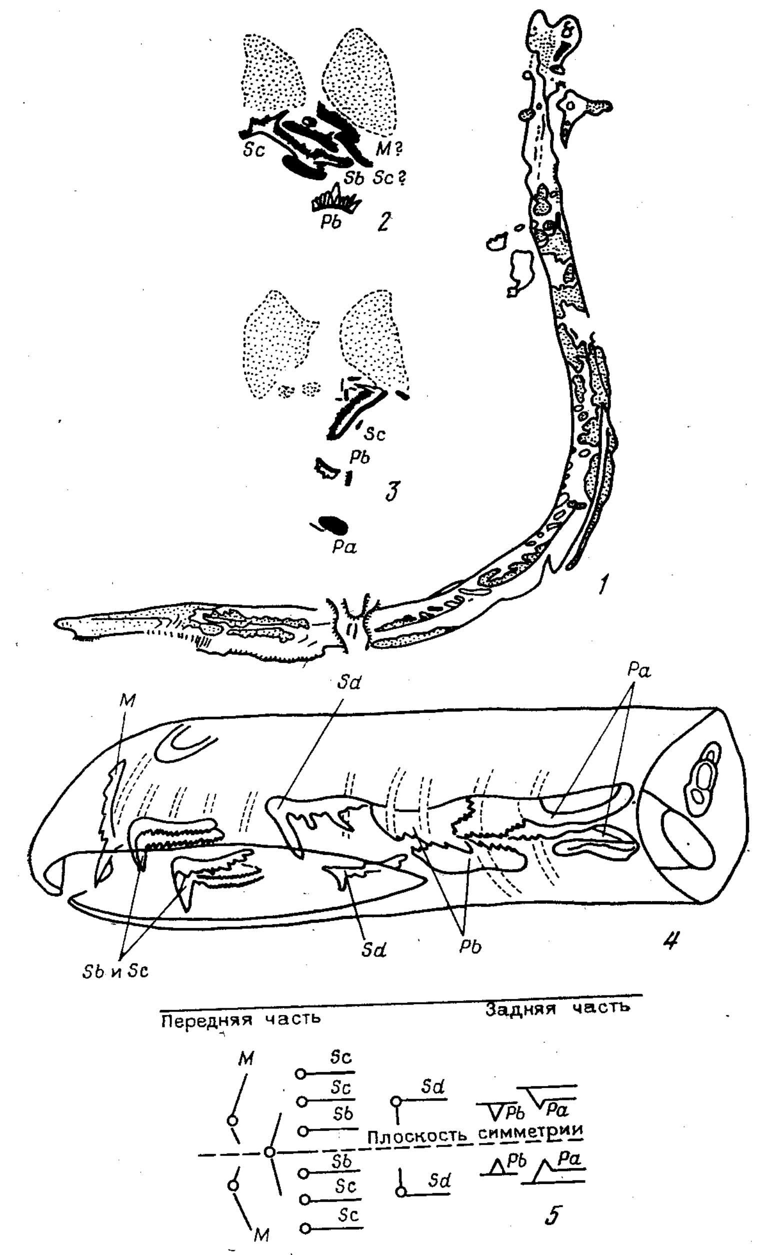


Рис. 87. Отпечаток конодонтового животного Clydagnathus (?) cf. cavusformis Rhodes, Austin et Druce, нижний карбон, Шотландия: *1* — полный отпечаток с сохранившимся конодонтовым аппаратом; *2* — увеличенная головная часть отпечатка, *3* — то же, что и *2*, противоотпечаток (по Д. Е. Г. Бригсу и др., 1983); *4, 5* — реконструкция головного отдела конодонтового животного (по Р. Николу): *4* — положение элементов вдоль пищевого желобка (вид сбоку); *5* — условная схема расположения конодонтовых элементов в аппарате. Латинскими буквами дана индексация элементов, как на рис. 86,85

заднему стержню. Вероятно, нет необходимости вводить этот символ *Sd*, так как в первом случае *Sd*-элемент может рассматриваться как наиболее сложная разновидность *Sa*-элемента, а во втором — как модификация *Sb*-элемента. Более рациональным представляется обозначить символами Sa_1, Sa_2, Sa_3 элементы с двумя, тремя, четырьмя отростками соответственно, а символами Sb_1, Sb_2 и так далее — парные двухотростковые элементы, различающиеся углом причленения бокового отростка.

Элементы, обозначаемые символом *P* (от гр. pecten — гребень), исходно представляют собой парные листовидные или стержневидные элементы обычно с главным зубцом, занимающим срединное положение и подразделяющим элемент на передний и задний отростки или листы.

Основная особенность *P*-элементов, которая проявлялась неоднократно в эволюции конодонтов, — тенденция к латеральному разрастанию основания, приводящая к образованию широкой платформы. Исходно высокий зубчатый срединный гребень в задней части элемента часто превращается в ряд бугорков, редуцируется или замещается срединной бороздой. *Pa*-элементы характеризуются не выделяющимся главным зубцом. Его положение определяется положением вершины базальной полости (см. рис. 86, фиг. *1—3*). Эти элементы чаще всего и представлены платформенным типом. Платформа может быть образована за счет разрастания краев базальной полости, которая становится очень широкой, ковшеобразной (скафатные элементы), или за счет разрастания боковых сторон основания элемента. Тогда базальная полость представлена в виде небольшой ямки (планатные элементы) или даже выворачивается наружу — инвертируется. *Pb*-элементы имеют хорошо развитый главный зубец, располагающийся посередине, и в редких случаях образуют платформу, обычно за счет разрастания боковых сторон элемента (планатный тип). Таким образом, они имеют передний и задний зубчатые листовидные отростки (см. рис. 86, фиг. *4*, *5*).

ПОЛОЖЕНИЕ КОНОДОНТОВ В СИСТЕМЕ ОРГАНИЗМОВ

До настоящего времени конодонты являются одной из наиболее загадочных групп организмов. Первооткрыватель конодонтов Х. Пандер считал, что их зубовидные элементы принадлежали неизвестной группе рыб. Позднее было высказано много различных гипотез относительно принадлежности конодонтов и функции конодонтовых элементов: рыбы (ротовые зубы, кожные зубы, жаберный аппарат), бесчелюстные (ротовой аппарат, кожный покров), аннелиды (ротовой аппарат), нематоды, турбеллярии, ротатории (копулятивные органы), моллюски (радула), членистоногие (наружные иглы), кишечнополостные, водоросли (секрет фосфата кальция). К началу 70-х годов наиболее вероятными были признаны две гипотезы, обосновывающие близость конодонтов к червям типа полихет и к хордовым.

Исследования по микроструктуре элементов показали сходство структуры скелетных тканей базальных пластин и кроны конодонтовых элементов с костными тканями позвоночных. Вместе с тем центробежный способ нарастания вещества кроны не имеет аналогов в скелетных частях зубов и других наружных структур позвоночных. Поэтому некоторые исследователи предполагали, что конодонтовые элементы являлись поддержками ресничек или щупалец, а весь аппарат представлял собой реснитчатый лофофор. Логическим выводом из этого стала гипотеза о принадлежности конодонтов к особой группе лофофорат, возникшей от общих предков с мшанками и брахиоподами, но перешедшей, в отличие от них, к пелагическому существованию. И хотя эта гипотеза не получила широкого признания, ею были стимулированы исследования, приведшие к установлению преемственности между прото-, пара- и эуконодонтовым способами секреции элементов. Настоятельно требовалось подтверждение выдвинутых гипотез в виде находок слепков, отпечатков или каких-либо других следов собственно мягкого тела животных. И такие находки не замедлили последовать. В 1973 г. В. Мелтон и Х. Скотт описали из каменноугольных отложений Монтаны (США) отпечатки мягкотелого животного, в пищеварительном тракте которого находилось скопление конодонтовых элементов. По строению мягкого тела — наличию в передней части структур, которые могут трактоваться как нотохорд, а в хвостовой части ромбовидного спинно-хвостового плавника — это животное, несомненно, принадлежало хордовым. Авторы, обсуждая особенности его строения, приходят к выводу о невозможности отнесения его ни к одному из известных подтипов хордовых (Vertebrata, Acrania, Copelata, Tunicata) и выделяют новый, пятый, подтип под названием Conodontochordata. Однако тщательный анализ находки показал, что набор конодонтовых элементов и их расположение не отвечают представлениям о конодонтовых аппаратах, их скопление в пищеварительном тракте анатомически не связано с отпечатками животного. «Конодонтохордаты» были не «конодонтоносителями», а конодонтофагами, т. е. питались конодонтами. Таким образом, таксономическая концепция подтипа Conodontochordata и его номенклатурное название были отвергнуты.

В 1976 г. Конвей Моррис при просмотре старых коллекций кембрийских ископаемых из сланцев Burgess обнаружил отпечаток сегментированного мягкотелого животного, названного Odontogryphus. В его головной части расположены две петлеобразные структуры, напоминающие лофофор, а в них — отпечатки конических образований, которые автор считает зубовидными элементами конодонтов. Реконструированное животное имеет дорсовентрально уплощенное сегментированное туловище

с широкой головной частью. Впереди располагается ротовое отверстие, окруженное двумя подковообразными лофофорами, скелетными частями которых были конодонтовые элементы, выполнявшие функцию поддержек ресничек щупалец.

В 1981 г. Х. Шанявский привел данные, указывающие на поразительное сходство протоконодонтовых элементов рода «Prooneotodus» и их аппаратов с щетинками околоротового комплекса ныне живущих представителей типа Chaetognata. Сходство настолько велико, что убедило многих исследователей в близости хетогнат и примитивных конодонтов, обладавших аппаратом из простых конусов. Было высказано мнение, что протоконодонты могут рассматриваться в составе типа Chaetognata в ранге отряда или класса. В настоящее время трудно найти какие-либо доводы против сближения примитивных протоконодонтов с хетогнатами. Вместе с тем при рассмотрении филогенетического развития конодонтов возникают серьезные сомнения в возможности отнесения к хетогнатам всей группы конодонтов в целом. Параконодонты по морфологии элементов, строению аппаратов близки к протоконодонтам и в этом отношении могут считаться эволюционными потомками последних. Отличия в характере нарастания вещества скелетных элементов могут рассматриваться как следующая, более продвинутая ступень в их развитии. Точно так же вполне доказуема преемственность между параконодонтами и эуконодонтами, обладавшими аппаратом из простых конических элементов. Однако поразительное разнообразие строения аппаратов и морфологии отдельных элементов у более поздних, чем примитивные тремадокские, эуконодонтов делает крайне трудным, если не невозможным, их сближение с хетогнатами. Различия в морфологии и в самой организации аппаратов хетогнат и продвинутых эуконодонтов столь велики, что кажется невозможным сближение этих групп в составе одного класса и даже типа. Кроме того, невозможно игнорировать материалы по структуре скелетной ткани сложных конодонтов, которые свидетельствуют об их близости к позвоночным.

Возникшая дилемма точно отражает существо современного состояния вопроса о месте конодонтов в системе животного мира. Из всех ранее существовавших предположений остались две альтернативы: хетогнаты или хордовые. В 1983 г. Д. Бриггсом с соавторами было опубликовано описание отпечатка мягкотелого организма, который, несомненно, является конодонтом. Животное (см. рис. 87) обладало длинным (40 мм), узким (2 мм) червеобразным телом с отчетливо выраженной головой, несущей признаки латеральной двураздельности. Недалеко от переднего конца тела у средней линии сохранился почти целый конодонтовый аппарат в составе *S*- *M*-, *Pb*- и *Pa*-элементов, полностью отвечающий по строению ранее известным естественным и реконструированным аппаратам. На одной из сторон отпечатка в задней трети прослеживается присутствие

плавника, имеющего поперечные структуры, которые могут трактоваться как отпечатки плавниковых лучей. С противоположной стороны отпечаток плавника не прослеживается. Это заставляет предполагать, что тело животного в этой части было при захоронении сдавлено латерально и плавник занимал спинно-хвостовое положение. В задней половине отпечатка видны *V*-образные структуры, обращенные вершиной вперед, которые напоминают следы мускульных сегментов — миотомов, характерных для хордовых (рыб, миног, ланцетника), плавающих с помощью латеральных изгибов тела. При такой трактовке основных признаков строения мягкого тела этого животного оно по своей организации укладывается в архетип хордовых, за одним исключением: в передней части тела отсутствуют структуры, которые с достоверностью могли бы трактоваться как отпечатки хорды.

При несколько иной трактовке наблюдаемых особенностей отпечатка можно обнаружить его сходство и с хетогнатами. К таким признакам можно отнести двураздельность отпечатка переднего конца головы; возможность латерального расположения плавников, если считать, что задняя половина тела сдавлена в спинно-брюшном направлении, а второй боковой плавник не сохранился; сериальные отпечатки в задней части тела могут быть следами не миотомов, а сериально расположенных половых продуктов, которые у хетогнат имеют такую локализацию. Более поздние находки фрагментов отпечатков из того же местонахождения показали несомненное спинно-хвостовое положение плавника и ряд особенностей, сближающихся обнаруженных животных с хордовыми и даже с позвоночными (подтип Craniata). В связи с этим в 1986 г. Р. Олдридж с соавторами помещают конодонтов среди бесчелюстных позвоночных между миксинами и гетеростраками.

ИСТОРИЯ РАЗРАБОТКИ КЛАССИФИКАЦИИ

До начала 70-х годов систематика конодонтов строилась на анализе морфологии изолированных элементов. Естественно, что элементы стержнеобразной формы и плоские платформенные элементы классифицировались как разные роды. В 1925 г. Э. Бэсслер сгруппировал морфологически однотипные роды в несколько семейств. Уже первые достоверные находки в 30-х годах скоплений изолированных элементов, несомненно принадлежавших одной особи, показали, что в состав скелетного аппарата входили элементы резко различной морфологии, которые по принятой таксономии должны были относиться к разным видам, родам и даже семействам. Обнаружилось очевидное несоответствие принятой таксономической концепции реальному биологическому разнообразию. Однако находки аппаратов долгое время считались редкими, методов их реконструкции по изолированным элементам еще не существовало, а исполь-

зование моноэлементной концепции не препятствовало успехам в практическом применении конодонтов. В первом издании «Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. W» (1959) принята компромиссная точка зрения: приведены «утилитарная» классификация, включавшая около 140 родов, объединенных в 7 семейств и 13 подсемейств, и «биологическая» классификация, включавшая 6 родов, названия которых были основаны на известных к тому времени скоплениях изолированных элементов и не были связаны с родовыми названиями изолированных элементов, входивших в состав скоплений. Так сложились двойная систематика и двойная номенклатура конодонтов. Ясно, что это противоречило положениям Международного кодекса зоологической номенклатуры, который требует применения для целого организма (или его остатков, в нашем случае — для аппарата) того же названия, которое ранее было предложено для какой-либо его части (в нашем случае — для изолированного элемента аппарата). Для того чтобы снять это противоречие, предлагалось ввести в текст кодекса положение о паратаксонах и паратаксономии, сходное с положением о форм-родах в Международном кодексе ботанической номенклатуры. И хотя положение о паратаксонах не было принято, большинство исследователей считали систематику, основанную на изолированных элементах, формальной.

Коренные изменения в систематике конодонтов произошли в 70-х годах. К этому времени был накоплен огромный материал по изолированным элементам из отложений различного возраста и появилась возможность рассчитать по частоте совместной встречаемости изолированных элементов состав конодонтовых аппаратов разных видов. Для этого применялись как простые логические соображения, так и достаточно сложные математические методы. Существенную помощь этому оказало ранее разработанное положение о серии симметрийных переходов, которое позволяло объединять в один аппарат различные по морфологии стержневидные элементы. Возраставшее число находок полных или почти полных аппаратов на плоскостях напластования, в копролитах, в желудочном тракте рыб, в виде слившихся скоплений, позволило выявить основные типы строения аппаратов. Существеннейшим подтверждением достоверности использовавшихся косвенных методов была находка Т. В. Машковой полного аппарата нижнедевонского вида Ozarkodina steinhornensis, состав которого косвенными методами был ранее восстановлен О. Валлизером.

Неудовлетворительность двойной систематики конодонтов стала очевидной. Однако на первых порах при переходе к мультиэлементной «аппаратной» систематике возник ряд трудностей таксономического и номенклатурного свойства. Обнаружилось, что в составе аппаратов одни элементы достоверно различаются на том уровне, который с точки зрения моноэлементной таксономии принят как видовой, тогда как другие

элементы на этом уровне не различимы. Достаточно ли различий в одном элементе для того, чтобы считать их принадлежащими разным видам животных? Какое видовое и родовое название применять для аппаратного вида, если старшим является название, данное ранее элементу, не отличающемуся у многих видов, но четко выделяющемуся по другому или другим элементам. Приоритет родового названия для мультиэлементного вида определяется не просто по старейшему названию «формального» моноэлементного рода, входящего в состав аппарата, но в зависимости от того, входит ли в состав этого аппарата типовой вид рода. В настоящее время для большинства родов, названия которых были ранее предложены на моноэлементной «формальной» основе, реконструировано строение аппаратов, и эти роды являются мультиэлементными, т. е. более «естественными». Часть прежних родовых названий перешла в синонимику, среди них такие широко распространенные, как Hindeodella, Neoprioniodus и др. Диагностика изолированных элементов, которые по моноэлементной концепции должны были быть отнесены к этим родам, заменена их описанием как части аппарата того рода, к скелетному аппарату которого они принадлежали, если этот аппарат известен.

Родовыми систематическими признаками в мультиэлементной таксономической концепции являются особенности строения всего скелетного аппарата. При этом учитывается, что не все элементы аппарата имеют одинаковый таксономический вес. Так, у постраннеордовикских конодонтов часть аппарата, состоящая из стержневидных элементов (*M*- и *S*-элементы), может не различаться у форм, рассматривающихся как разные роды. Большее значение для диагностики родов имеет строение *Pb*-элементов. Практическое определение основной массы родов конодонтов, как и при моноэлементной концепции, базируется на морфологии *Pa*-элементов аппарата.

Основными родовыми таксономическими признаками *Pa*-элементов являются: величина и расположение базальной полости, степень выраженности главного зубца, скульптура и орнаментация верхней стороны элемента. Вместе с тем каждый из этих признаков может возникать независимо, и, таким образом, *Pa*-элементы различного происхождения могут иметь весьма сходную морфологию. В этом случае характеристикой рода становятся элементы другой части аппарата. Так, *Pa*-элементы родов Polygnathus, Mesotaxis, Parapolygnathus различаются лишь на «видовом» уровне, тогда как рамиформные части аппаратов обладают глубокими отличиями, что и служит основой диагностики этих родов.

Видовыми признаками являются более мелкие особенности морфологии элементов, входящих в состав аппарата. Чаще всего эти особенности скульптуры и формы *Pa*-элементов, количественные параметры и их отношения. Однако иногда более диагностичными могут быть и другие элементы аппарата.

В большинстве случаев для биостратиграфических и палеоэкологических целей бывают достаточными определения и описания конодонтов, сделанные на основе одного, наиболее диагностичного изолированного элемента аппарата. Более глубокое понимание истинного разнообразия группы, возможности познания биологии и эволюции дает полноценное описание всего набора элементов. Такое описание представляет собой совокупность описания всех элементов аппарата данного вида или рода и содержит разделы, где указываются сходства и различия для каждого из элементов.

Большинство родов постраннеордовикских конодонтов имеет однотипно устроенные аппараты, гомологичные элементы которых обозначаются символами *Pa*, *Pв*, *M* и серия *S*-элементов. Эта система применима, однако, не во всех случаях. Иногда пользуются не этими индексами, а прилагательными, производными от названий родов или видов, элементы которых обладают характерным планом строения, хотя могут принадлежать различным таксонам (например, оистодовый, аморфогнатовый, синприониодиновый элементы и т. п.), либо обозначаются морфологическими терминами с греческими корнями (кониформный геникулятный, пастинискафатный, долабратный элементы). Элементы одного гомологического ряда (например, *P*-элементы) могут сильно различаться морфологически (быть листовидными, платформенными разного типа). Для их характеристики также можно пользоваться названиями, производными от типичных родов и видов. Так, *Pa*-элементы могут быть спатогнатодовыми, полигнатодовыми, гнатодовыми или по морфологической терминологии — карминатными, карминипланатными, карминискафатными соответственно.

Систематика конодонтов на уровне родов и видов является в настоящее время достаточно устойчивой и не вызывает больших разногласий среди специалистов. Таксоны ранга семейства и выше не являются общепринятыми и часто не приводятся в описательных работах. Это связано с тем, что в настоящее время четкие систематические и филогенетические критерии для их разграничения не разработаны.

Первый вариант надродовой классификации на мультиэлементной основе был предложен М. Линдстремом в 1970 г. Конодонты (их номенклатурный ранг не был определен) подразделялись на 2 отряда: Westergaardodinida и Conodontophorida. Первый из них в составе четырех родов объединял древнейшие (Є — O_1) формы с аппаратом, представленным однообразным набором простых кониформных элементов с глубокой базальной полостью. Главным признаком отряда являлось то, что нарастание вещества зубцов происходило не со стороны вершины, а со стороны базальной полости и основания зубца. Это гистологический тип протоконодонтов. Эуконодонты составляли отряд Conodontophorida. В его составе выделялись 8 надсемейств, 20 семейств, 4 подсемейства. В системе М. Линдстрема было

учтено около 80 родов, большинство из них имело более или менее достоверную характеристику аппаратов. Единых или хотя бы адекватных критериев для выделения семейств не было сформулировано, они диагностировались по формальным морфологическим соображениям. Более логично построена классификация Е. Дзика в 1976 г. Основой ее является положение о том, что исходно простые кониформные элементы были эпидермальными образованиями типа кожных зубов, и у ранних форм у одного животного они были многочисленными и мало отличающимися по форме. В дальнейшем происходили их дифференциация и специализация в качестве приротовых структур, связанных с добыванием пищи. Автор не выделяет надсемейств и, построив схему филогении на уровне семейств (учтено 14 семейств), объединяет их в три подотряда: Westergaardodinina, Prioniodontina, Ozarkodinina, различающихся степенью усложнения скелетного аппарата.

В варианте системы, изложенной в последнем издании «Treatise on Invertebrate Paleontology» (1983), конодонты выделены в качестве типа и класса с одним и тем же названием Conodonta. В составе класса выделяются два отряда: Paraconodontida, объединяющий два надсемейства и три семейства, и Conodontophorida с 9 надсемействами, 44 семействами. Эта система оказалась в высшей степени громоздкой, эклектичной и подверглась серьезной критике. В ней отсутствуют адекватные характеристики надсемейств и семейств, аппараты и отдельные элементы весьма сходной морфологии отнесены к различным не только семействам, но и надсемействам, допущен ряд номенклатурных ошибок. Не учтены и даже не упоминаются отрядные группировки, выделенные М. Линдстремом и Е. Дзиком. Вместе с тем это издание содержит большой справочный материал практически обо всех известных к 1980 г. родах. Его анализ и сравнение позволяют упорядочить разнородные представления разных авторов. С учетом приведенных работ предлагается новая система конодонтов на уровне высших таксонов.

В основу выделения наиболее крупных таксонов положен общий план строения скелетного аппарата. Можно, по-видимому, говорить о двух принципиально различных типах аппаратов: 1) аппараты, представленные только кониформными элементами, главную часть которых составляет крупный конический зубец, в основании зубца или на его поверхности могут присутствовать дополнительные структуры — ребра, бугорки, мелкие зубчики; 2) сложнодифференцированные аппараты, состоящие из многозубчатых элементов, которые имеют сложную и разнообразную морфологию. Функционирование аппаратов этих двух типов совершенно различно. Исходным является аппарат из кониформных элементов. Характерно, что основные тенденции усложнения простых конических элементов происходят по тому же плану, по которому дифференцированы сложные много-

зубчатые элементы в аппаратах второго типа. Так, несомненным кажется соответствие простого кониформного геникулятного (оистодового) элемента *M*-элементам сложных аппаратов (неоприониодовым, синприониодиновым и т. п.), как и симметричных элементов с боковыми ребрами у простых и с зубчатыми отростками у сложных (*Sa*). Этот общий план строения может свидетельствовать не только о топографической и функциональной адекватности элементов, но и о их гомологии и генетической преемственности. Класс Conodonta подразделяется на два крупных таксона в ранге подклассов Paraconodontata и Conodontata. Среди первого подкласса по степени гистологического и морфологического усложнения элементов и аппарата в целом выделяется несколько групп семейств. Группе семейств, объединяющей формы с прото- и параконодонтовым типом гистологии, которая ранее выделялась в качестве отряда Paraconodontida Muller, 1962 или подотряда Westeraardodinida Lindstrom, 1970, мы также придаем отрядный ранг, сохраняя по правилу приоритета первое название.

Аппарат, характерный для другой группы семейств, состоит из простых конических элементов сходной морфологии, но имеющих эуконодонтовый тип нарастания вещества. Эта группа семейств выделяется в качестве нового отряда Panderodontida. Формы с более усложненной морфологией элементов скелетного аппарата, которые могут нести дополнительные зубчики и гребни, что указывает на существенно большую специализацию, выделяются в качестве отряда Distacodontida, также включающего несколько семейств.

В подклассе Conodontata основой выделения отрядов служит общая схема строения аппарата. Отряд Prioniodontida объединяет формы с элементами 3—7 типов. Место в аппарате, где проявляются максимальные морфогенетические тенденции (с образованием, в частности, платформенных элементов), занято первично-стержневидными элементами, часто с 3 и более отростками.

Для представителей отряда Hibbardellida характерен аппарат со стержневидными элементами нескольких типов, характеризующимися широко расставленными дискретными зубчиками. В положении, которое в аппарате представителей отряда Polygnathida обозначается как *Pa*, отсутствует скелетный элемент. Платформенные элементы образуются за счет элементов, обладающих хорошо выраженным главным зубцом краевого переднего, заднего или срединного положения.

Отряд Polygnathida — наиболее многочисленная и разнообразная группа конодонтов с однотипно дифференцированным аппаратом, как правило, с шестью типами элементов. Основу таксономии составляют исходно листовидные гребнеобразные элементы со слившимися в основании зубчиками и с невыделяющимся своими размерами главным зубцом, занимающим срединное положение, — *Pa*-элемент. Чрезвычайное родовое и видовое разнообразие в этом отряде обеспечивается главным образом за счет неоднократного, за время существования отряда, образования платформенных *Pa*-элементов.

Характерная особенность, свидетельствующая, по нашему мнению, о том, что конодонты являются крупной единой группой, — это общий для нее филогенетический тренд к образованию платформенных элементов путем расширения и уплощения основания. Эта тенденция проявляется и в подклассе Paraconodontata с простыми кониформными элементами, как с проконодонтовым (Proacodus, Nogamiconus), так и с эуконодонтовым типом нарастания вещества (Hirsutodontus, Clavohamulus, ? Milaculum), и в подклассе Conodontata в разных его ветвях (отряд Prioniodontida — роды Amorphognathus, Distomodus; отряд Hibbardellida — роды Gondolella, Pachycladina, Platyvillosus; отряд Polygnathida — Polygnathus, Palmatolepis, Gnathodus и многие другие).

ОПИСАНИЕ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ

? ТИП CHORDATA

? ПОДТИП VERTEBRATA

? ВЕТВЬ AGNATHA

КЛАСС CONODONTA PANDER, 1856

(=Conodonta Clark, 1983, non nom. transl. ex Conodontophorida Eichenberg, 1937)

Билатерально-симметричные мягкотелые подвижные животные червеобразной формы с выраженной сегментацией (миотомы) туловищной и хвостовой частей. Имеется спинно-хвостовой плавник с плавниковыми лучами. В ротовой части располагается простой хватательный и/или сложный аппарат добывания и первичной переработки (сортировки) пищи. Скелет ротового аппарата представлен фосфатными зубообразными простыми и сложными элементами. Близость к хордовым выражается в общей форме тела, наличии фосфатной минерализации элементов ротового аппарата того же типа, что развивается в других группах хордовых; это свидетельствует о наличии многослойного эпителия. Распространение: докембрий (?), кембрий — триас, повсеместно.

Подкласс Paraconodontata Müller, 1962

(nom. transl. Barskov, herein ex Paraconodontida Müller, 1962, order)

Конодонты, обладающие аппаратом из простых конических зубовидных элементов с дополнительной орнаментацией (ребра,

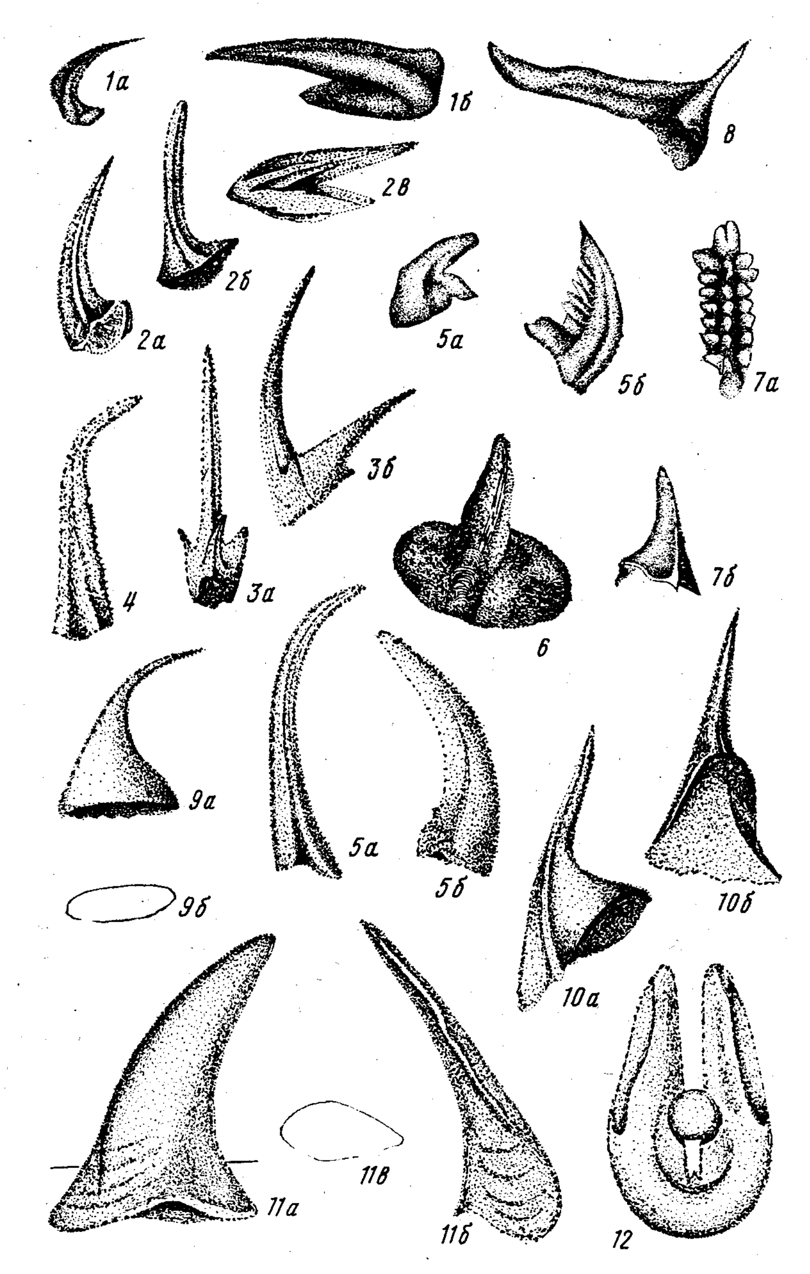


Рис. 88. Некоторые представители подкласса Paraconodontata: *1—3* — отряд Distaconodontida: *1* — род Paroistodus, ранний ордовик, P. paralleus, не геникулятный и геникулятный элементы аппарата, *2* — род Drepanoistodus, ордовик, D. forceps, три различных элемента аппарата; *3* — род Multioistodus, средний ордовик, M. subdentatus, сзади, сбоку; *4—7, 11* — отряд Panderodontida: *4* — род Belodella, ранний ордовик — поздний девон, B. si-

угорки, борозды) боковых сторон и основания, иногда с до-
элнительными зубчиками на основании. Кембрий — средний
эвон.

Отряд Paraconodontida Müller, 1962

(=Westergaardodinida Lindstrom, 1970)

Конодонты с протоконодонтовым и параконодонтовым ти-
ами нарастания вещества конодонтовых элементов. Простые
убовидные элементы имеют глубокую базальную полость. Ап-
арат состоял из однотипных элементов. Состав: 3 семейства,
коло 15 родов. Поздний докембрий?—поздний кембрий. Ос-
овные представители: Prooneotodus Müller et Nogami, 1971,
Vestergaardodina Müller, 1959, Furnishina Müller, 1959 (рис. 88).

Отряд Panderodontida Barskov, ordo nov.

Аппарат из простых зубовидных незначительно дифференци-
ованных по форме элементов, имеющих продольную скульп-
уру в виде ребрышек, ребер, струек, иногда гребней в осно-
ании. Тип нарастания вещества — эуконодонтовый. Поздний
:ембрий — средний девон. Состав: 7 семейств, около 20 ро-
ов. Основные представители: Proconodontus Miller, 1969, Pan-
lerodus Ethington, 1959, Belodella Ethington, 1959.

Отряд Distacodontida Barskov, ordo nov.

Аппарат состоит из простых зубовидных элементов, сущест-
енно дифференцированных по морфологии: имеются генику-
іятные элементы, элементы с отростками в основании в виде
резких ребер и дополнительных зубчиков. Тип нарастания ве-
щества элементов — эуконодонтовый. Поздний кембрий — ор-
довик. Состав: 3 семейства, около 20 родов. Основные предста-
вители: Drepanoistodus Lindstrom, 1970, Paroistodus Lindstrom,
1970, Multioistodus Cullison, 1938.

urica; *5* — род Belodina, поздний ордовик, B. compressa, два элемента аппарата; *6* — род Clavohamulus, ранний ордовик, C. densus, кониформный элемент с платформенным основанием; *7* — род Icriodus, силур — поздний девон, платформенный и один из типов кониформных элементов аппарата; *11* — род Proconodontus, поздний кембрий, P. muelleri, сбоку, спереди, сечение; *8—10, 12* — отряд Paraconodontida: *8* — род Proacodus, средний кембрий — ранний ордовик, P. obliquus; *9* — род Prooneotodus, средний кембрий — ранний ордовик, P. gallatini (вид сбоку, сечения), *10* — род Furnishina, средний кембрий — ранний ордовик, F. furnishi (вид сбоку, сзади); *12* — род Westergaardodina, средний кембрий — средний ордовик, W. bicuspidata

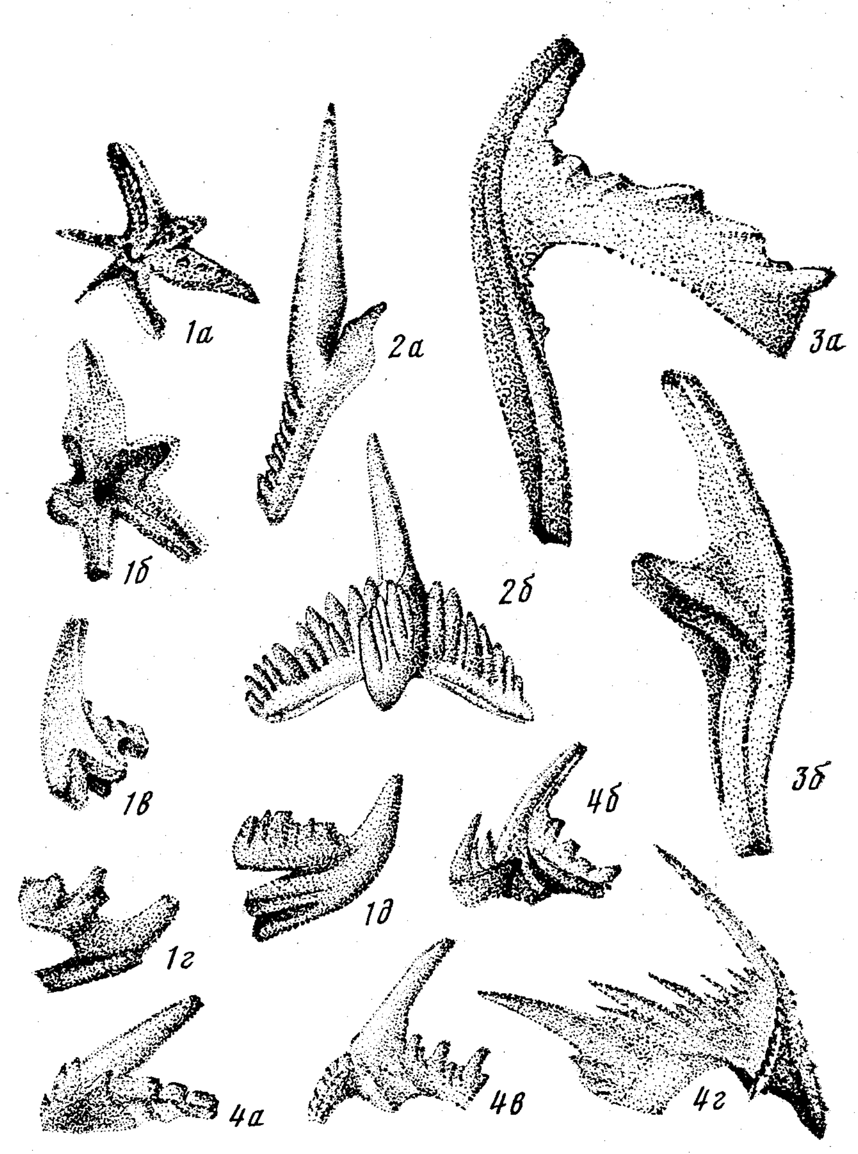
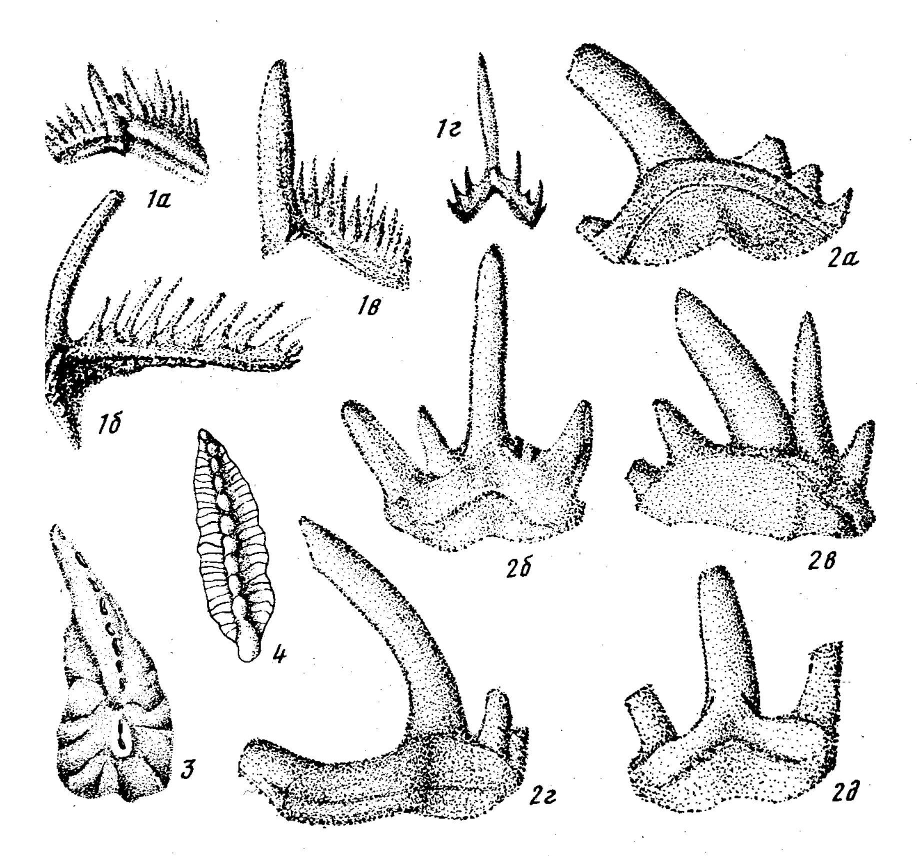


Рис. 89. Некоторые представители подкласса Conodontata. Отряд Prioniodontida: *1* — род Amorphognathus, средний ордовик, A. ordovicicus: *а* — платформенный элемент сверху, *б* — то же сбоку, *в* — симметричный элемент с четырьмя отростками, *г* — *Sc*-элемент, *д* — *Sb*-элемент; *2* — род Prioniodus, ранний — средний ордовик, P. elegans: *а* — *M*-элемент, *б* — *P*-элемент; *3* — род Paracordylodus, ранний ордовик, P. gracilis: *а* — кордилодовый элемент, *б* — оистодовый элемент; *4* — род Periodon, ордовик, P. grandis: *а* — *M*-элемент, *б*—*в* — два типа *P*-элементов, *г* — *S*-элемент



ис. 90. Некоторые представители подкласса Conodontata. Отряд Hibbarellida: *1* — род Hibbardella, средний — поздний девон, H. angulata: *а* — -элемент, *б* — *Sc*-элемент, *в* — *M*-элемент, *г* — *Sa*-элемент; *2* — род Paıycladina, ранний триас, P. obliqua: *а* — *M*-элемент, *б* — *Sa*-элемент, — *P*-элемент, *г* — *Sc*-элемент, *д* — *Sb*-элемент; *3* — род Epigondolella, редний — поздний триас, E. abneptis, платформенный элемент; *4* — род ondolella, средний карбон — пермь, G. curvata, платформенный элемент

Подкласс Conodontata Pander, 1856

Конодонты, обладающие сложнодифференцированным аппаратом, состоящим из стержневидных, листовидных, платфор-енных многозубчатых элементов разнообразной морфологии. Іоздний кембрий — триас.

Отряд Prioniodontida Dzik, 1976

(nom. transl. ex Prioniodontina Dzik, 1976; suborder)

Аппарат состоит из разнообразных стержневидных элемен-ов 3—7 морфологических типов. *Pa*-положение занимают ис-одно стержневидные элементы с более чем двумя стержнями,

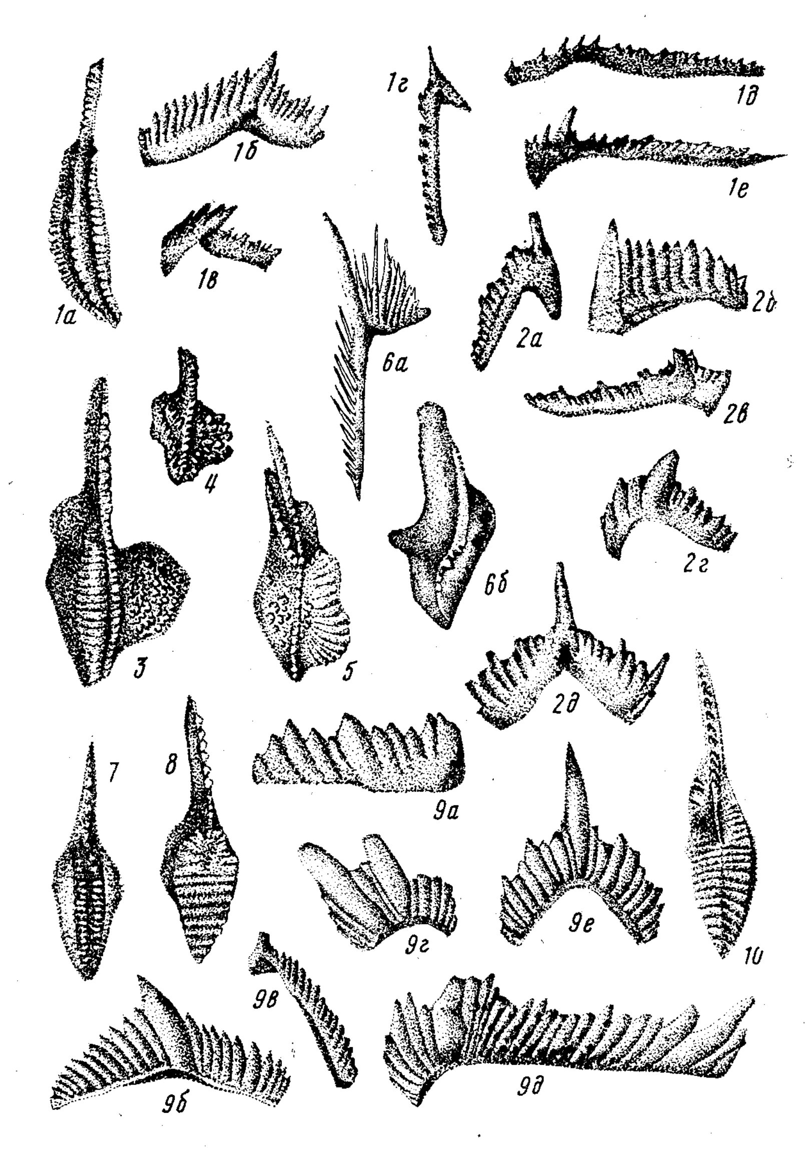


Рис. 91. Некоторые представители подкласса Conodontata. Отряд Polygnathida: *1* — род Polygnathus, девон — ранний карбон, P. dubius: *а* — *Pa*-элемент, *б* — *Pb*-элемент, *в* — *Sa*-элемент, *г* — *M*-элемент, *д* — *Sb*-элемент, *е* — *Sc*-элемент; *2* — род Hindeodus, ранний карбон — ранний триас, H. cristulus: *а* — *M*-элемент, *б* — *Pa*-элемент, *в* — *Sc*-элемент, *г* — *Pb*-элемент, *д* — *Sa*-элемент; *3* — род Gnathodus, ранний карбон, G. bilineatus, *Pa*-элемент; *4* — род Ancyrodella, поздний девон, A. rotundiloba, *Pa*-элемент; *5* — род Siphonodella, ранний карбон, S. crenulata, *Pa*-элемент; *6* — род Palmatolepis, поздний девон: *а* — Palmatolepis sp., *M*-элемент, *б* — P. perlobata *Pa*-элемент; *7* — род Neostreptognathodus, пермь, N. sulcoplicatus, *Pa*-элемент; *8* — род Idiognathodus, средний карбон — пермь, I. de-

›торые могут образовывать платформенные элементы. Позд-ий кембрий — девон. Состав: 15 семейств, более 40 родов. ›сновные представители: Prioniodus Pander, 1856, Paracordy-›dus Lindstrom, 1955, Amorphognathus Branson et Mehl, 1933, 'eriodon Hadding, 1913 (рис. 89).

Отряд Hibbardellida Barskov, ordo nov.

Аппарат состоит из многочисленных разнотипных (до 7 ти-ов) стержневидных элементов. *Pa*-положение, как правило, акантно. Платформенные элементы могут формироваться за чет разных элементов симметричной серии. Средний ордовик—риас. Состав: 4 семейства, около 25 родов. Основные предста-ители: Hibbardella Bassler, 1925, Idioprioniodus Gunnell, 1933, ›ondolella Stauffer et Plummer, 1932, Pachycladina Staesche, 964, Epigondolella Mosher, 1968 (рис. 90).

Отряд Polygnathida Barskov, ordo nov.

(=Ozarkodinina Dzik, 1976, pars)

Аппарат состоит из многочисленных разнотипных (до 7 ти-:ов) листовидных, стержневидных, платформенных элементов. *›a*-положение занято исходно листовидным элементом с невы-;еляющимся главным зубцом, обычно образующим платфор-ıу. Верхний ордовик — нижний триас. Состав: 6 семейств, ›коло 50 родов. Основные представители: Polygnathus Hinde, 879, Palmatolepis Ulrich et Bassler, 1926, Ozarkodina Branson :t Mehl, 1933, Gnathodus Pander, 1856, Idiognathodus Gunnell, 933, Streptognathodus Stauffer et Plummer, 1932, Ancyrodella Jlrich et Bassler, 1926, Hindeodus Rexroad et Furnish, 1964, Veostreptognathodus Clark, 1972, Siphonodella Branson et Лehl, 1944 (рис. 91).

ЭКОЛОГИЯ

Широкое пространственное распространение конодонтов, ıрисутствие в породах различной литологии используются при :тратиграфической корреляции. Однако одни и те же виды в по-›одах одного возраста часто встречаются в различных пропор-циях, а некоторые виды ограничены в своем распространении. Это не может быть объяснено ни характером захоронения, ни посмертной сортировкой, а связано с определенными особен-ностями экологии группы.

licatus, *Pa*-элемент; *9* — род Ozarkodina, поздний ордовик — ранний девон, O. confluens: *а* — *Pa*-элемент, *б* — *Pb*-элемент, *в* — *M*-элемент, *г* — *Sb*-элемент, *д* — *Sc*-элемент, *е* — *Sa*-элемент; *10* — род Streptognathodus, средний карбон — пермь, S. antiquus, *Pa*-элемент

Конодонты были морскими (их остатки не встречены в заведомо пресноводных отложениях) свободно плавающими пелагическими животными. Их остатки особенно обильны в цефалоподовых известняках, часто ассоциируют с остатками рыб и морских остракод. Биогермы и биостромы с кораллами, строматопоратами, водорослями обычно бедны конодонтами, как и фузулинидовые известняки. Эти данные о совместной встречаемости конодонтов и других групп, конечно, не являются критериями для суждения об образе жизни. Так, ассоциация с остатками рыб может быть объяснена посмертной сортировкой, при которой более тяжелая фосфатная фракция (зубы рыб и конодонты) была отсепарирована от более легкого материала. Редкость конодонтов в рифогенных отложениях может быть связана с малым количеством собственно осадочного материала в этих породах, а не с тем, что конодонты не обитали в таких обстановках.

Первая общая достаточно простая модель экологии конодонтов была предложена в 1971 г. Г. Седдоном и В. Свитом. Анализируя особенности распространения конодонтов ордовика и девона, авторы показали, что общие закономерности их экологии могут быть объяснены по аналогии с образом жизни современных пелагических животных — хетогнат. Последние принадлежат к мезопланктону, и их распространение имеет четкую стратификацию по глубине обитания. Таким образом, остатки видов, обитающих на больших глубинах, не встречаются в мелководных отложениях, тогда как виды, занимающие более высокие горизонты пелагиали, будут представлены и в мелководных и в глубоководных осадках. Такие различные одновозрастные ассоциации с очевидным преобладанием определенных родов принято рассматривать как биофации. Одна из особенностей конодонтовых биофаций — отсутствие тесной связи с литофациями. Так, однотипные известняки могут содержать существенно различные комплексы конодонтов, тогда как породы разной литологии могут быть отнесены к одной биофации. Это часто приводится в качестве одного из наиболее важных доводов в пользу пелагического образа жизни конодонтов. Однако анализ разрезов с прослеживанием распределения конодонтов по профилям от прибрежных отложений к глубоководным в конкретных бассейнах показал значительно более сложные взаимоотношения в распространении родов и видов конодонтов. Исходя из тех же особенностей распространения родов ордовикских конодонтов, К. Барнс и Л. Фареус в 1975 г. предложили нектобентосную модель. Латеральное замещение биофаций они объясняют обитанием этих форм не на разной глубине, а на различном удалении от берега. Другие формы были пелагическими.

Для многих промежутков геологического времени были выделены роды или группы видов, которые последовательно замещали друг друга в зависимости от глубины бассейна. На

Таблица 2

Основные биофации конодонтов девона — триаса.
По И. Дрюсу с изменениями

тратиграфические юдразделения	Увеличение глубины			
	Биофация I	Биофация II	Биофация III	Биофация IV
риас	Стержневидные формы Celsigondolella	Celsigonodella, Tardogonodella	Neogondolella	Gladigondolella, Paragondolella, Furhishina? Platyvillosus
ермь	Anchignathodus	Streptognathodus	Gondolella	—
ерхний арбон	Cavusgnathus	Streptognathodus, Idiognathodus, Spathognathodus	Gondolella, Idiognathodus	—
іижний арбон	Cavusgnathus	Gnathodus, Spathognathodus	Gnathodus (сложные)	—
іижний изе	— » —	Gnathodus (простые) Mestognathus, Taphrognathus, Spathognathodus	Gnathodus (сложные)	—
'урне	Clydagnathus	Polygnathus (gr. inornatus), Pseudopolygnathus, Bispathodus, Patrognathus, Gnathodus	Doliognathus Dollymae, Staurognathus, Siphonodella, Ps. triangulus	Doliognathus, Dollymae, Staurognathus
;амен	Acodina	Icriodus, Pelekysgnathus, Scaphignathus Bispathodus	Palmatolepis, Polygnathus gr. germanus, Polylophodonta	—
фран	Belodella	Icriodus, Pelekysgnathus, Polygnathus, Scaphignathus	Ancyrodella, Ancyrognathus Palmatolepis	—
Средний девон	Belodella	Icriodus, Spathognathodus, Polygnathus (простые)	Polygnathus (сложные)	—
Іижний девон	Panderodus	Icriodus, Pelekysgnathus Spathognathodus (простые)	Icriodus (сложные) Ancyrodelloides, Spathognathodus (сложные)	Ancyrodelloides

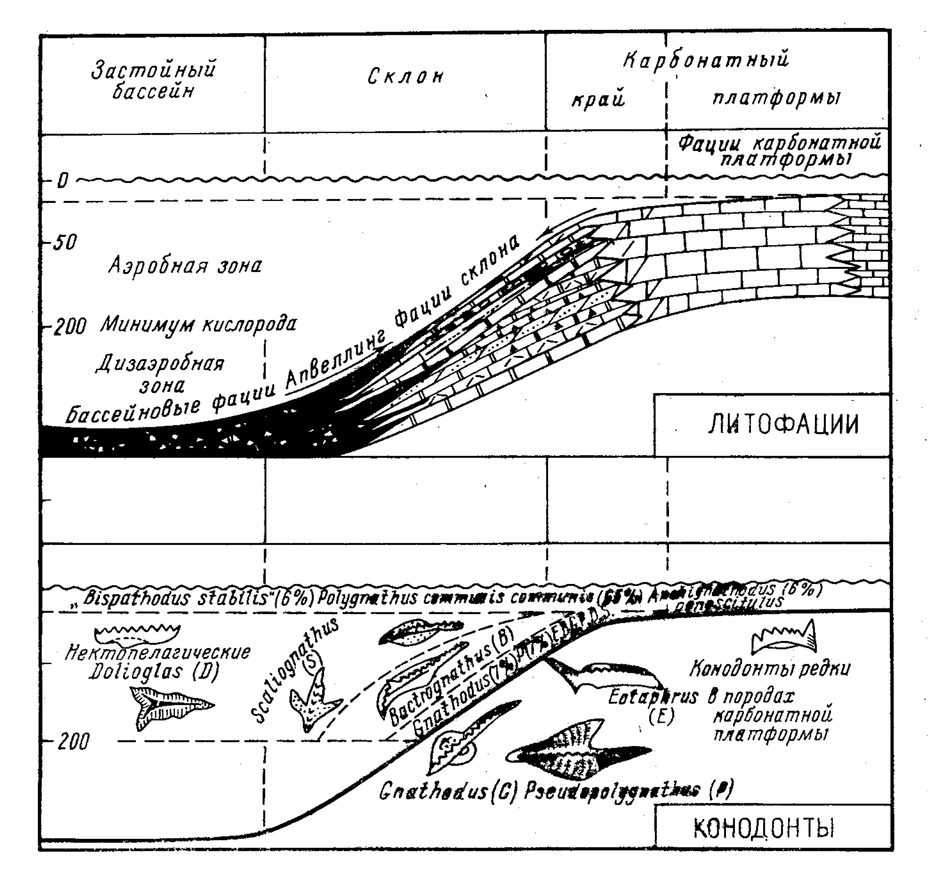


Рис. 92. Седиментологическая и палеоэкологическая модель континентального склона и застойного бассейна в раннем карбоне, шт. Юта и Невада (по Р. Гутчику и Ч. Сандбергу, 1983)

этой основе для всех периодов были выделены от 3 до 5—6 биофаций. Общая характеристика биофаций дана в табл. 2.

Совокупный анализ распространения конодонтов, встречающихся в различных типах пород, и интерпретация среды осадконакопления по особенностям литологии позволяют не только детально фиксировать биофации в разрезе и по площади их изменения, но и решать обратную задачу: на основе установленных биофаций конодонтов восстанавливать с большой детальностью условия и обстановки осадконакопления в палеобассейнах и историю их развития. В настоящее время биофациальный и палеоэкологический анализ конодонтовых комплексов играет большую роль при палеогеографических и палеотектонических реконструкциях.

Конкретные данные по отдельным бассейнам и временным интервалам позволили существенно уточнить общую экологи-

:скую модель для всей группы конодонтов (рис. 92). Таким)разом, конодонты в целом представляли собой преимущест-)нно неритовых пелагических животных, не связанных непо-)едственно с дном и обстановками бентали. Среди них су-ествовали эпипелагические и мезопелагические формы, имела эсто глубинная стратификация в обитании различных форм. начительное количество обитало на прибрежном мелководье, условиях изменчивого гидрографического режима (активного зижения воды, перемены солености). Некоторые представи-:ли обитали в гиперсоленых участках бассейна (Windsorgna-us, возможно Adetognathus в карбоне).

Изменения в комплексах конодонтов по разрезу одной био-ратиграфической зоны или даже в пределах одного пласта эзначительной мощности позволяют улавливать очень крат-)временные изменения обстановок, весьма дробные регрессив-ые и трансгрессивные циклы.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Широкое использование конодонтов в биостратиграфии на-алось с конца 50-х годов. В настоящее время эта группа с)льшим успехом, чем какие-либо другие ископаемые, при-еняется для детального расчленения и межконтинентальных)рреляций отложений палеозоя и триаса.

Успешное применение конодонтов для решения всех трех :новных задач стратиграфии: расчленения разрезов, их со-)ставления и конструирования геохронологической шкалы —)условлено несколькими причинами. К ним относятся: 1) ус-иновленная эмпирическая встречаемость остатков конодонтов) всех типах пород морского происхождения практически во :ем диапазоне обстановок осадконакопления; количественная :тречаемость остатков колеблется от единичных до 1000 эк-:мпляров на 1 кг породы; 2) возможность сколь угодно де-альнго отбора проб, вплоть до сантиметрового и бороздового тробования, для установления точного положения стратигра-ических границ; 3) кислотоустойчивость скелетных элементов,)зволяющая использовать для их выделения из породы стан-артизированные методы химического препарирования и обра-атывать массовый материал; 4) достаточная четкость морфо-)гических признаков, принимаемых в качестве таксономиче-:их критериев родов и видов, их быстрая изменяемость во)емени, свидетельствующая о высоких темпах эволюции, что)особствует детальности расчленения, хотя не все группы ко-)донтов и не во всех обстановках эволюционировали с вы-)кой скоростью.

Полноценное использование конодонтов в стратиграфии хватывает промежуток от среднего кембрия по конец триаса. ля этого стратиграфического интервала продолжительностью коло 270 млн лет созданы зональные шкалы, насчитывающие

около 130 подразделений; это означает, что геологическая колонка может быть расчленена по конодонтам на временные интервалы продолжительностью около 2 млн лет, а точность сопоставления составляет ±1 млн лет. Для некоторых отрезков геологического времени эти цифры вдвое и втрое меньше. Практически только граптолиты в силуре и аммоноидеи в среднем триасе дают несколько бо́льшую детальность расчленения.

Кроме того, изучение конодонтов находит применение при решении ряда других геологических задач: при палеоклиматических и палеотектонических реконструкциях, определении условий осадконакопления и выявления скрытых перерывов и уровней переотложения, связанных с тектонической активизацией. Важное значение в последние годы приобрело изучение окраски элементов конодонтов для определения степени катагенеза осадочных пород, что используется при прогнозировании и поисках нефтяных и газовых месторождений. Показаны возможности использования данных по распределению редких и радиоактивных элементов в скелетных остатках конодонтов для определения палеоокеанологических особенностей древних бассейнов и для радиометрических измерений возраста.

Начало исследований кембрийских конодонтов относится к 1959 г. Первая последовательность конодонтовых зон, предложенная в разрезах США, включала часть верхнего кембрия и тремадок (фауна А). Позже были обнаружены конодонты (протоконодонты) в более древних отложениях, включая средний, нижний кембрий в различных районах мира, вплоть до Антарктиды. Конодонтообразные остатки описаны даже из докембрия. Пока остается открытым вопрос о том, какие из многочисленных проблематических остатков нижнего и низов среднего кембрия относятся к конодонтам, какие можно считать предковыми формами. Международные работы по стандартизации границы кембрия и ордовика включают активные исследования по конодонтам в различных регионах мира. Конодонты оказались группой, более пригодной для широких корреляций, чем трилобиты и граптолиты, сильно ограниченные в своем распространении биогеографически и фациально. Основной проблемой остается выяснение точных соотношений появления нематофорных граптолитов из группы Dictyonema flabelliformis (что по определению является основанием ордовика) с границами конодонтовых зон.

Конодонты как группа впервые были установлены в ордовике Прибалтики, и именно этот район явился отправным пунктом исследования ордовикских конодонтов. В настоящее время ордовик Балто-Скандии остается стандартом детальной последовательности конодонтовых фаун. В 60-е годы были изучены средне-позднеордовикские фауны Центральной Европы и Великобритании, интенсивное изучение в 70-е годы ордовикских конодонтов Северной Америки существенно изменило представления о последовательности ордовикских подразделе-

й на этом континенте. В распределении ордовикских конодонтов выявлено существование ярко выраженного провинциа-зма. Обосновано существование двух главных провинций: :веро-Американской провинции Мидконтинента, которая мимо центральных частей Северной Америки прослежена на ібирской платформе, в Восточной Австралии, и Северо-Атлантической провинции, к которой принадлежат район Аппала-й, Европа, Аргентина, сюда же предположительно отнесены зеро-западные районы Австралии. Фауны первой провинции пловодные, второй — холодноводные.

Для различных провинций существуют разные зональные ємы. Поэтому в настоящее время нельзя говорить о единой схе- для ордовика, которая могла бы иметь стандартное геохро-логическое значение. Один из наиболее сложных вопросов, мимо трудностей межпровинциальной корреляции, — объясне-е появления в разрезах одного региона среди тепловодных ун элементов из другой провинции — миграцией, глобальным холоданием, перемещением плит или просто углублением ссейна. Несмотря на это, степень детальности расчленения и ірокое пространственное распространение конодонтовых зон зволяют в настоящее время использовать их более успешно, л подразделения, выделенные по другим группам. На при-ре распределения ордовикских конодонтов в среднем и верх-л ордовике США методами количественной стратиграфии Суитом разработана сверхдетальная зональная шкала, сред-я продолжительность подразделений которой составляет око-200 тыс. лет.

Зональная конодонтовая шкала силура была создана на осно-изучения типовых разрезов Великобритании и Западной Евро-. Ее разработка совпала с интенсивными международными :ледованиями по определению и выбору стратотипа границы іура и девона и в значительной степени способствовала меж-іародному признанию и официальному принятию этой гра-цы. По этой причине конодонты верхней части силура и по-іничных с девоном отложений во многих районах мира изу-іы лучше всего. Конодонтовая шкала силура (13 зон) в це-л является менее детальной, чем граптолитовая (около зон), но применима в значительно более широком диапазоне ций и на большей территории. В последние годы в различ-х регионах мира все более расширяется использование ко-іонтов для решения локальных и общих вопросов стратигра-и силура, в частности в направлении детализации интервала андовери и в решении проблемы нижней границы системы. лур был первой системой, в биостратиграфии которого стала именяться мультиэлементная таксономическая концепция нодонтов.

Зональное деление девона по конодонтам представляет со-і реально действующий глобальный геохронологический)оностратиграфический) стандарт. Основу для глобальной

корреляции по конодонтам заложили зональные схемы, предложенные Г. Бишоффом и В. Циглером для верхнего, Х. Виттекиндом для среднего девона. На конодонтовую шкалу опираются международные работы по стандартизации границ отделов и ярусов девона, по границе девона и карбона.

Если в биостратиграфии ордовика по конодонтам основные затруднения связаны с достаточно резкой биогеографической зональностью, то для девона сходные проблемы обусловлены различиями в комплексах, отражающими обстановки обитания и связанными с характером бассейна. Основной задачей становятся разработка параллельных зональных шкал, применимых в разных экологических обстановках, и сбивка их между собой.

Разработка зональных шкал нижнего карбона была начата в Западной Европе в конце 50-х годов и несколько позже в США и Великобритании. Зональность нижней части турнейского интервала, построенная на эволюционной последовательности видов Siphonodella, имеет значение стандартной шкалы. Основанные на комплексах видов схемы для верхней половины миссисипия (США) и нижнего карбона Эйвона (Великобритания), не учитывающие эволюционную последовательность видов, выбранных в качестве индексов, имеют более ограниченное применение.

Сложным для расчленения является интервал от середины турне до позднего визе, что обусловлено, по-видимому, частыми изменениями в развитии геологической обстановки, характерными для этого этапа геологической истории. Поздневизейский и «намюрский» интервалы отчетливо прослеживаются глобально. Здесь выявлен один из крупнейших «событийных» рубежей в развитии биоты, совпадающий с границей нижнего и среднего карбона стратиграфической схемы бывшего СССР, с границей миссисипия и пенсильвания США и получивший четкое обоснование по конодонтам. Менее разработана зональная шкала по конодонтам для башкирского яруса. Для разработки зональной схемы расчленения московского яруса среднего и верхнего карбона наиболее пригодными оказались разрезы Восточно-Европейской платформы. Разработанная здесь схема и выявленная последовательность видов применяются и за пределами региона.

Зональная шкала перми — составная. Это объясняется тем, что последовательность конодонтов в перми ни в одном из изученных регионов не охватывает достаточно протяженных отрезков шкалы, а некоторые из зон были выделены на основе единичных датированных образцов.

Конодонты пограничных отложений перми и триаса детально изучались в Иране и Пакистане, где была разработана их первая зональная шкала, которая затем уточнялась в работах, проведенных в Закавказье, Индии, Китае, Японии. Существенным недостатком является плохая изученность конодонтов из

иповых подразделений перми в Уральском регионе. Неразраотанность филогенетических связей основных групп пермских одов привела к тому, что в существующей общей шкале череуются зоны, определяемые по различным критериям.

Создает трудности существенная биогеографическая и экоогическая дифференциация пермских фаун конодонтов, котоая отчетливо проявляется с середины перми: в североамериканских разрезах получают бурное развитие виды гондолеллид зазубренной платформой; в области Тетис обедненная фауна изов верхней перми сменяется расцветом гладких гондолелл. 3 низах перми в большей степени затрудняют корреляцию экоогические различия в составе комплексов: раздельная встреаемость представителей Streptognathodus и Gondolella.

Начало использования конодонтов в стратиграфии триаса было положено работами в Средиземноморье, а в конце 60-х — начале 70-х годов были предложены схемы расчленеия триасовых отложений Азии, Северной Америки, Европы Тетический регион, Германский бассейн). Раннетриасовые рауны характеризуются относительным однообразием на больших пространствах. Основное внимание в работах последних ет сосредоточено на уточнении положения границы триаса перми, с увязкой конодонтовой и аммонитовой зональности нижнего триаса.

Несколько иные проблемы стоят в исследованиях среднеи позднетриасовых конодонтов. В Тетическом поясе с конца раннего триаса устанавливается достаточно резкая пространственная дифференциация конодонтовых фаун. Обосновано провинциальное деление Тетического пояса, которое прослеживается на протяжении всего среднего и позднего триаса. В каждой провинции характер вертикального распространения видов конодонтов имеет свои особенности, связанные с межпровинциальными миграциями и преобладающими седиментационными обстановками.

Дробность расчленения по конодонтам в интервалах нижнего и верхнего триаса больше, чем по аммонитам. Для нижнего триаса почти на всем протяжении выдержан эволюционный принцип обоснования зон по первому появлению видов (главным образом рода Neospathodus). Большинство зон среднего и позднего триаса является зонами комплекса, что снижает их геохронологическое и корреляционное значение.

В последние годы особое значение приобрели конодонты для детальной датировки кремнистых толщ триаса, возраст которых по другим ископаемым определялся в очень широких пределах или датировки вообще отсутствовали. Эти исследования оказали существенное влияние на изменение представлений о геотектонической обстановке и раннемезозойской истории геологического развития по обе стороны Тихого океана.

В норийском веке происходит отчетливое сокращение разнообразия конодонтов. Стратиграфический уровень рэта со-

держит однородный и бедный комплекс своеобразных конодонтов, филогенетические связи которых с предшествовавшими формами плохо изучены. В конце рэта конодонты, по-видимому, окончательно вымерли. Сообщения о находках юрских и меловых конодонтов оказались ошибочными — это были формы, переотложенные из триаса.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ

Остатки конодонтов встречаются практически во всех типах осадочных пород морского происхождения. Фосфатная минерализация конодонтовых элементов обусловливает их высокую устойчивость в процессах диагенеза и метаморфизма, поэтому они могут встречаться в первично-осадочных метаморфических породах вплоть до стадии зеленых сланцев и амфиболитов. Стандартная техника полевого сбора образцов на конодонты включает послойный отбор штуфов (вес которых и частота отбора зависят от мощности отложений, типа пород и целей исследования). В платформенных областях со средней скоростью осадконакопления штуфы весом 1—2 кг отбираются с интервалом 1—10 м в зависимости от мощности стратиграфических подразделений. В геосинклинальных отложениях с быстрой скоростью седиментации интервал отбора может быть увеличен, но существенно увеличивается и вес проб (до 5—10 кг). В пелагических отложениях с медленной седиментацией — кремнистых породах (яшмах, радиоляритах, силицитах), глубоководных известняках — интервал отбора может составлять несколько сантиметров.

Важным является опробование всех типов и разновидностей пород в разрезе. Следует учитывать также, что концентрация остатков в разных частях пласта может быть неодинаковой. По возможности следует опробовать отдельно подошву, среднюю часть и кровлю пластов. В сланцевых тонкослоистых породах скопления конодонтовых элементов часто приурочены к плоскостям напластования, где они могут быть обнаружены с помощью лупы. Иногда в геосинклинальных областях этот способ может быть единственным методом сбора, особенно если само вещество конодонтовых элементов оказывается выщелоченным и на породе остаются только их слепки.

Для решения специальных стратиграфических или палеобиологических задач (точная фиксация границ подразделений, изучение процессов видообразования и др.) отбор материала может проводиться бороздовыми пробами с точной маркировкой последовательности отдельных образцов и набором достаточного количества породы по простиранию отдельных слоев. Естественно, что во всех случаях необходима тщательная документация разреза с фиксацией положения каждого образца.

Выделение остатков конодонтов из породы производится путем дезинтеграции их химическими реагентами. Иногда рых-

ые породы могут быть просто размочены в воде, как и при ыделении фораминифер.

Наиболее распространена методика растворения карбонатых пород в разбавленных органических кислотах: уксусной, онохлоруксусной и муравьиной. Образец дробится на кусочки азмером 0,5—1 см. Порода помещается в кислотоупорную поуду на дно или подвешивается на сетке, заливается 7—10%-й ксусной, монохлоруксусной или не более чем 10%-й муравьиой кислотой. Реакция идет с выделением углекислого газа и аров кислот, которые не безвредны и имеют резкий запах, оэтому обработка должна проводиться в вытяжном шкафу принудительной вентиляцией. Объем растворителя должен римерно в 10 раз превышать объем породы. Продолжительость кислотной обработки варьирует в зависимости от типа ороды: 1 кг известняков может быть дезинтегрирован на прояжении от двух до десяти дней. По мере того как кислота еагирует с карбонатом, раствор истощается, и необходима его мена. Для того чтобы избежать многократного воздействия кислоты на уже выделившиеся в нерастворимый остаток конoдонтовые элементы, раствор сливают, оставляя лишь на 2/3, доливают в ту же посуду свежий раствор до прежнего объеа. Оставшийся раствор солей кальция служит буфером для злишне агрессивного свежего раствора кислоты. Нерастворимый остаток отмывается в металлической или эмалированной иске от глинистых частиц обычным для отмывки микрофауны способом или промывается через сито с ячейками 0,05—0,08 мм. Следует проводить отмывку мягко, тонкой струей оды во избежание поломки длинных и хрупких элементов. Нерастворимый осадок высушивается в фарфоровых чашках или стеклянных бюксах при комнатной температуре.

Были предложены многочисленные конструкции аппаратов для механической отмывки, которые, однако, не получили массового распространения, и наиболее распространенной и дающей лучшие результаты до сих пор является ручная отмывка.

Для выделения конодонтов из кремнистых пород — радиоляритов, яшм, кремней, силицитов — применяется обработка в плавиковой кислоте. Содержание конодонтов в породах этого типа, как правило, высокое, поэтому обрабатываются обычно небольшие объемы, редко превышающие 100—200 г. Если в таком объеме конодонты не обнаружены, то обработку прекращают. Небольшие кусочки породы помещают в кислотоупорную посуду (не стеклянную!, чаще всего используют полиэтиленовые чашки или стаканы) и заливают небольшим объемом плавиковой кислоты. Растворение необходимо проводить только в вытяжном шкафу. Можно использовать плавиковую кислоту в различной концентрации, как концентрированную (дымящуюся), так и разбавленную в три раза, можно чередовать растворы разной концентрации и выбрать тот, который дает лучшие результаты. Процесс растворения прово-

дится при непрерывном контроле, и уже через несколько минут можно отмыть первую порцию нерастворимого остатка. Все операции производят в вытяжном шкафу в маске, защищающей органы дыхания и глаза, и в резиновых перчатках с соблюдением мер предосторожности от попадания кислоты на кожу и одежду. Далее процесс повторяют. Сливаемую кислоту можно использовать неоднократно для последовательного растворения одного и того же образца. Окончательно отработанный реагент и каждая порция влажного нерастворимого остатка должны обязательно гаситься известковым или содовым раствором. Нерастворимого остатка при обработке кремнистых пород, как правило, очень немного, и он может целиком состоять из конодонтовых элементов.

Терригенные породы — аргиллиты, сланцы, алевролиты, — если они не имеют карбонатного цемента, не поддаются кислотной дезинтеграции. В редких случаях удается их дезинтегрировать обработкой в концентрированных щелочах. Более успешной является обработка пород керосином или гипосульфитом натрия.

В первом случае раздробленная (до 0,5—1 см) порода высушивается в сушильном шкафу при температуре 50—70° С, после чего заливается керосином, который пропитывает породу в течение суток. После этого куски породы помещают в кипящую воду и кипятят до ее дезинтеграции. Необходимо соблюдать правила пожарной безопасности.

При обработке гипосульфитом кусочки породы помещают в металлическую посуду, засыпают примерно таким же объемом кристаллического гипосульфита и нагревают до полного расплавления гипосульфита. После этого смесь охлаждается в той же посуде. Операция повторяется до дезинтеграции породы. Отмывка от глинистых частиц проводится обычным способом. При большом количестве глинистого материала отмывку можно проводить с предварительным кипячением в воде с добавкой небольшого количества моющих средств (тринатрийфосфат, стиральные порошки и т. п.).

После высушивания нерастворимого остатка из него необходимо отделить конодонтовые элементы от посторонних частиц. Чаще всего при массовой обработке производится разделение осадка в тяжелых жидкостях. Плотность конодонтовых элементов составляет 2,8—3,3 г/см^3, плотность наиболее распространенных частиц осадков не достигает 2,7 г/см^3. Тяжелые жидкости являются токсичными и канцерогенными веществами, поэтому все операции с ними нужно производить с максимальными мерами предосторожности. Предлагавшиеся магнитные способы сепарации не получили широкого распространения. Дальнейший отбор конодонтовых элементов производится вручную под бинокулярным микроскопом при увеличении примерно в 20 раз. В случае небольшого количества нерастворимого остатка ручной отбор проводится с самого начала. Отобранные

онодонтовые элементы помещают в камеры Франке для дальейшего изучения.

На всех стадиях обработки необходимо тщательно следить і сохранением нумерации образцов. Ведется журнал обраотки образцов. На всех этапах обработки сохраняются этитки, которые сопровождают образец от стадии полевого сбоа до стадии отбора.

Отобранные конодонтовые элементы изучаются под бинолярным микроскопом с переменным увеличением. Фотографирование проводится под световым микроскопом с предвательным напылением оксида магния или хлористого аммоия. В последние годы для фотографирования и изучения приеняется растровый (сканирующий) электронный микроскоп. фотоиллюстрациях обычно используются изображения с увеличением в 40—50 раз.

Задания для самостоятельной работы

1. Составьте сравнительную таблицу признаков морфологических групп олированных элементов конодонтов.
2. На основе полученных сведений о морфологии изолированных элентов конодонтов постройте схему развития от простых конических элентов через сложные рамиформные элементы к пектиниформным.
3. Составьте сравнительную таблицу биологических особенностей строея конодонтов и других сходных организмов.
4. Проанализируйте основные этапы эволюции конодонтов во времени.

ПОРЯДОК COCCOLITHOPHORALES. КОККОЛИТОФОРИДЫ

Кокколитофориды являются одной из групп одноклеточных гутиковых фотосинтезирующих организмов. На одной или і нескольких онтогенетических стадиях клетка покрыта своеразным кальцитовым панцирем — коккосферой, которая соит из нескольких, иногда из нескольких десятков, четко обобленных фрагментов — кокколитов. Форма кокколитов разноразна и может быть весьма сложной, коккосфера обычно ляется почти точно сферическим панцирем. Таким образом, кколитофориды — группа организмов, коккосфера — скелет ной особи, кокколит — естественно обособленный фрагмент елета.

Размеры кокколитов примерно от 2 до 15 мкм, что и опделяет их особое место в микропалеонтологии — они отлиются по размеру от фораминифер на два порядка. Размерная ецифика кокколитов имеет много разноплановых следствий. іи удобны при исследованиях кернов, особенно полученных и бурении морского и океанического дна. С микронными змерами связаны и трудности. Определение относительно упных кокколитов возможно на предельных увеличениях тического микроскопа, определения мелких форм и детальіе исследования любых кокколитов требуют электронной микскопии.

Наряду с кокколитами в ископаемом состоянии на тех же препаратах встречаются остатки не известной биологической природы. Эти проблематичные остатки и собственно кокколиты в стратиграфических работах часто рассматриваются общим списком. При этом в терминологически корректном варианте, не всегда соблюдаемом, кокколиты вместе с остатками не ясной природы именуют известковым нанопланктоном. Этот биологический термин к ископаемой проблематике может применяться лишь условно. Нанопланктоном называют планктонные организмы мельче 50 мкм, причем эта цифра хотя и приближенна, но совсем не произвольна. Организмы мельче 50 мкм нельзя собрать планктонной сетью. Сбор нанопланктона, в частности живых кокколитофорид, осуществляется в форме проб воды с заданной глубины. Соответствующие приборы именуются батометрами, а пробы — батометрическими. Заметим, что среди одноклеточных именно нанопланктон по размеру соответствует типовой клетке многоклеточных (10—30 мкм ориентировочно), а одноклеточные наподобие фораминифер и даже радиолярий уклоняются в сторону «гигантизма».

Кокколиты были впервые открыты на материале морских осадков К. Эренбергом еще в 1836 г. И лишь позже, во второй половине XIX в., были обнаружены живые кокколитофориды. В 1902 г. выходит первая монография по кокколитофоридам, написанная Х. Ломанном по материалам донных осадков Средиземного моря. До 50-х годов XX в. были проведены обширные исследования, в ходе которых значительно пополнились сведения о морфологическом разнообразии кокколитов и о стратиграфическом распространении отдельных видов. Наибольшее значение имели работы Ж. Дефляндра во Франции и Е. Кámптнера в Германии. С 50-х годов появляются электронно-микроскопические исследования современных и ископаемых кокколитов.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Клетка кокколитофорид обычно имеет форму, близкую к сферической. Единственное ядро расположено примерно в центре клетки, по бокам находятся два относительно крупных хлоропласта. Хорошо развит аппарат Гольджи, в котором и формируются кокколиты. Имеются митохондрии и в целом обычный набор других органелл. На определенных онтогенетических стадиях имеются два жгутика с типичной эукариотической структурой «9+2», т. е. в поперечном сечении имеется 9 пар фибрилл по периметру жгутика и одна пара фибрилл в центре. Жгутики ориентированы субперпендикулярно друг другу и имеют обычное строение базальных частей.

Специфической чертой в строении клеток является наличие особой органеллы — гаптонемы. По существу это видоизмененный жгутик, с редуцированным числом фибрилл — 6—8 пар

фибрилл по периметру. В отличие от жгутиков гаптонема бóльшую часть времени (в экспериментальных условиях) свернута спираль. Функция гаптонемы не известна. Наличие этой органеллы рассматривается как признак типового ранга.

Кокколитофориды являются планктонными морскими организмами. Есть два современных пресноводных вида, ископаемые пресноводные представители не известны. В последние годы найден вид, ведущий на бескокколитовой стадии онтогенеза онный образ жизни. Среди гаптофитных известен один вид колониальными формами. Большинство видов живет в тропических морях нормальной солености. Однако виды, приспособившиеся к холодноводным или относительно опресненным условиям, могут достигать очень высоких концентраций.

Максимальная концентрация живых кокколитофорид наблюдается вблизи берегов, это характерно как для Черного оря (южный водоем закрытого типа), так и для Норвежского оря (северный водоем открытого типа). Опыты по выращиванию культур показывают, что кокколитофоридам необходимы пределенные органические вещества, концентрация которых близи берегов максимальна. Рекордные концентрации кокколитофорид зарегистрированы во фьордах Скандинавии, где есной бывает около $15 \cdot 10^6$ клеток на литр (кл/л), а в отдельные годы — до $35 \cdot 10^6$. Но в целом концентрации более 10^6 кл/л ипичны для периода весенней вспышки. Например, в Черном оре в тех точках, где весной бывает до 10^6 кл/л и более, в имние месяцы концентрация падает ниже обнаруживаемого редела (при массовых пробах обнаруживаемым пределом является 1 клетка в капле воды, что соответствует примерно $\cdot 10^4$ кл/л). Нормальная глубина обитания кокколитофорид граничена зоной фотосинтеза, т. е. не превышает 100 м. Но зредка живые кокколитофориды находят и на глубинах до 000 м и больше.

Кокколитофориды принадлежат к мелким одноклеточным, при анализе массовых проб гидробиологи широкого профиля к часто не определяют. Поэтому истинная роль кокколитофорид в биоценозах стала выясняться относительно недавно. Например, в Черном море на долю кокколитофорид в некоторые езоны приходится до 70% биомассы фитопланктона и до 90% о численности. Это важный компонент общей биопродуктивости водоема.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

В традиционно-классическом варианте кокколитофориды ассматривались в составе золотистых водорослей Chrysophyta качестве таксона примерно отрядного ранга (в ботанике — орядок). В некоторых палеонтологических источниках такую истематику можно встретить и сегодня. Но среди биологов, зучающих кокколитофорид на живом материале, практически бщепринята другая схема.

Организмы, имеющие на определенной стадии онтогенеза гаптонему, выделяют в тип Haptophyta Hoek, 1978, класс Haptophyceae. В этом случае внутри этого класса кокколитофориды оказываются формально не обособляемой группой, объединяющей гаптофитных с минерализованным скелетом (панцирем) на одной или на нескольких онтогенетических стадиях.

К какому царству принадлежат кокколитофориды? В мире одноклеточных граница между растениями и животными теряет отчетливость. И для многих групп жгутиковых фотосинтезирующих организмов вопрос оказывается не ясным. В действительности просто нет метода получения доказательного ответа на этот вопрос, из-за чего дискуссии оказываются многолетними и малосодержательными. На сегодняшний день кокколитофорид в большинстве сводок «принято» считать растениями.

Заметим, что существует и принципиально иная классификация высших таксонов. В последнее время все большее признание получает высказанная около 100 лет назад точка зрения о симбиотическом происхождении эукариот. Признанию этой теории отвечает серьезный пересмотр высших таксонов. В некоторых вариантах таких «новых» классификаций, в явном виде основанных на симбиотической теории, эукариоты делятся не на два царства растений и животных, а на четыре, одно из которых довольно точно отвечает традиционному понятию «водоросли» (эукариотические, т. е. без синезеленых). В такой классификации кокколитофориды в составе гаптофитных, как и другие водоросли, попадают в царство Protista. Некоторые авторы к этому же царству относят и одноклеточных Protozoa, тем самым уже не считая их животными.

В палеонтологической литературе кокколитофорид обычно выделяют в ранге порядка (т. е. отряда в зоологическом эквиваленте) Coccolithophorales Schiller, 1926. Но по существу, видимо, уже с этого рубежа начинается искусственная классификация.

МОРФОЛОГИЯ КОККОЛИТОВ

Скелетные образования, относимые к известковому нанопланктону, чрезвычайно разнообразны. Во многом это связано с произвольным объединением микронных проблематичных остатков, вероятно, самой разной биологической природы. Но и среди достоверных собственно кокколитов есть формы, совершенно не похожие друг на друга, более того — в максимальной степени это относится как раз к кокколитам разных онтогенетических генераций одних и тех же видов (конечно, это известно только для тех современных видов, которые изучались на материале культур, в «аквариуме»). Соответственно морфологическая классификация кокколитов по определению является заведомо искусственной. Но разделение кокколитов на морфологические группы оказывается довольно четким.

Кокколиты делятся на три группы: голококколиты, гетерококколиты и пенталиты. Соотношение между первыми двумя оясним аналогией. Здание сложной формы можно построить з огромного числа обычных кирпичей, а можно и из отноительно небольшого числа фигурных железобетонных деталей. нашей аналогии в первом случае «зданием» окажутся голококколиты, а роль кирпичей будут играть мелкие и одинаовые между собой ромбоэдры кальцита. Во втором случае поучим гетерококколиты, действительно состоящие из фигурых элементов. Пенталиты являются морфологически промеуточной группой, они состоят из 5 идентичных между собой лементов, но их форма не является ромбоэдрической. Клетка диновременно несет по 12 пенталитов, формирующих панцирь форме классического платоновского додекаэдра. Любой обен со средой возможен только в зоне швов, здесь же выходят жгутики, что наблюдалось непосредственно на современных ормах.

Форма голококколитов разнообразна, отмечался определенный параллелизм в геометрии голо- и гетерококколитов. В наиболее типичных случаях голококколиты представляют собой ллиптические пластины, состоящие из сотен ромбоэдров кальцита. В ископаемом состоянии они встречаются существенно еже гетерококколитов, так как рассыпаются при фоссилизации. В пределах изученных современных примеров голо- и гетерококколиты образуются разными онтогенетическими стадиями, генерациями одних и тех же видов. На начальных стадиях электронно-микроскопического изучения голо- и гетерококколиты выделялись в качестве неформальных таксонов, от чего пришлось отказаться.

Форма гетерококколитов очень разнообразна, но довольно четко выделяются определенные морфотипы, большинство которых отвечает семействам заведомо искусственной классификации. Наиболее типичными морфотипами можно считать два. Первый из них — это кокколиты в виде простого обруча, округлого или эллиптического. Таких форм много, биологически они очень типичны, но в ископаемом состоянии они плохо диагностируются, поэтому их биостратиграфическая роль второстепенна. Второй типичный морфотип и важный для палеонтологии — плаколит, или тремалит. Это довольно сложная комбинация двух дисков и цилиндров, их форма напоминает запонку. Из рис. 93 можно составить представление о природном разнообразии плаколитов и уяснить использование основных терминов. Большинство принятых терминов носит геометрический характер (центральное поле, краевой ободок и т. п.), благодаря чему понятны без особых пояснений. Термины наружный (дистальный) и внутренний (проксимальный) диски соответствуют истинной ориентации плаколитов на клеточной поверхности. Поверхности дисков, как правило, являются выпуклой и вогнутой, что позволяет определять их и на вымерших формах.

10 Зак. 324

А вот перевернуть конкретный экземпляр на электронно-микроскопическом препарате с дистальной стороны на проксимальную или наоборот технически невозможно. Поэтому понимание самого факта, что соответствующие изображения отвечают двум

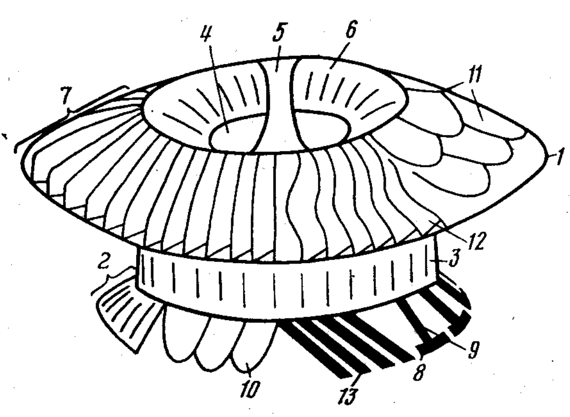


Рис. 93. Схема строения плаколита (для наглядности пропорции искажены): *1* — дистальный диск, *2* — проксимальный диск, *3* — центральный или осевой цилиндр, *4* — центральная пора, *5* — перемычка, *6* — центральное поле, *7* — краевое поле, *8* — краевой ободок, *9* — радиально-балочные элементы, *10* — перекрывающие влево металлоидные элементы, расположенные одним поясом, *11* — перекрывающие вправо металлоидные элементы, расположенные в два пояса, *12* — пластинчатые элементы, *13* — субрадиальные элементы

сторонам одного и того же объекта на ископаемых формах, требует достаточно детальных сопоставлений, по существу надо по двумерным изображениям восстановить трехмерную форму.

Конкретное строение дистального и проксимального дисков у одного плаколита практически всегда разное, но при описаниях можно пользоваться единообразными терминами. Их же можно использовать в той или иной степени и при описании кокколитов других морфотипов.

ОБРАЗОВАНИЕ КОККОЛИТОВ

Формирование кокколитов начинается в центральных частях клетки, и лишь позже кокколиты выходят на клеточную поверхность, образуя коккосферу. Выражение «клеточная поверхность» не надо понимать слишком дословно, так как в прижизненном положении коккосфера покрыта снаружи тонкой органической пленкой. Факт внутриклеточного образования кокколитов был открыт английским биологом Г. Диксоном еще в 1900 г., но остался совершенно незамеченным. В 60—70-х годах это явление было заново открыто и изучено на электронно-микроскопическом уровне рядом специалистов. Кокколиты как минерализованные структуры сыграли роль естественных «маркеров», позволивших открыть новое явление. Сегодня известно, что надмембранные клеточные оболочки различных водорослей, грибов, высших растений, а иногда и животных, вплоть до млекопитающих, формируются из дискретных суб-

ластинчатых структур, которые образуются внутри клетки, очнее, в аппарате Гольджи. У кокколитофорид указанные ластинчатые структуры составляют основу органической матицы каждого экземпляра кокколита (конечно, это только геералиэованная схема).

Формирование кокколитов начинается с образования в апарате Гольджи округлых или эллиптических полисахаридных ластин, непосредственно в биоминерализации полисахаридые пластины участвуют в комплексе с белками. У некоторых идов клетки формируют по 3—4 морфологические разновидости пластин единовременно. В изученных случаях минералиация начинается с периферического обызвествления эллиптиеских пластин. В результате получается кальцитовый «обуч», в действительности не монолитный, а состоящий из ряда лементов довольно специфической формы. В простейшем слуае (циклолиты) на этом образование кокколита по существу аканчивается. У более сложных гетерококколитов образуется много элементов разной формы, наиболее типична система составных, часто сложно сдвойникованных, радиальных элементов. Минерализация наиболее крупных и сложных кокколитов завершается уже после выхода кокколитов из аппарата Гольджи на клеточную поверхность, но ранние этапы минерализации идут внутриклеточно.

Формы с мелкими 2-микронными кокколитами формируют их до 6 единовременно, реализуется подобие конвейера: чем более сформированным является данный кокколит, тем ближе к клеточной поверхности он располагается. Крупные 10-микронные кокколиты формируются клеткой по одному (единовременно), что геометрически естественно.

У форм с голококколитами в аппарате Гольджи образуются такие же матричные пластины, как и в случае гетерококколитов (органические пластины иногда просто неотличимы). Но признаков внутриклеточной минерализации при образовании голококколитов обнаружить не удалось, вероятно, минерализация идет уже на клеточной поверхности.

У некоторых видов формирование кокколитов идет внутриклеточно, но не в аппарате Гольджи, а внутри каких-то других мембранных систем. Поскольку похожие процессы наблюдаются при минерализации синезеленых прокариотических водорослей (строматолиты в лабораторных культурах), а у прокариот нет аппарата Гольджи, то, видимо, где-то на уровне одноклеточных эукариот происходит передача функции образования дискретных пластин от малоспециализированных мембранных систем к аппарату Гольджи. Вероятно, у разных видов кокколитофорид представлены оба варианта этого механизма.

СТРОЕНИЕ КОККОСФЕР И ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ

В прижизненном положении кокколиты располагаются на клеточной поверхности так, как показано на рис. 94. Иногда

соседние кокколиты вообще не соприкасаются друг с другом, оставляя большой свободный промежуток, в этом случае можно говорить, что коккосфера как таковая вообще не образуется. Между размерами кокколитов и коккосферы корреляции не обнаруживается. Просто формы с мелкими кокколитами могут нести их по нескольку десятков одновременно, иногда мелкие кокколиты образуют многослойную коккосферу. Крупных же кокколитов в составе одной коккосферы может быть и менее 10 штук.

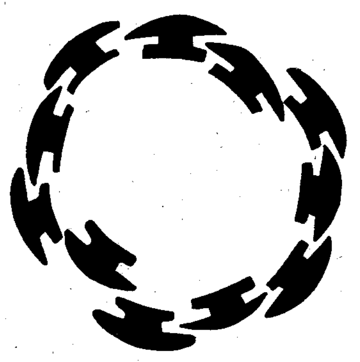


Рис. 94. Схематический разрез коккосферы из плаколитов, поры в кокколитах не показаны

В ископаемом состоянии целые коккосферы сохраняются достаточно редко, у разных видов вероятность этого неодинакова. В большинстве случаев коккосферы состоят из одинаковых кокколитов, но бывают коккосферы, состоящие из разных кокколитов, относящихся к различным формальным родам и даже семействам. На ископаемом материале такие соотношения могут устанавливаться только в случае находок целых коккосфер (геометрически очевидно, что коккосферу невозможно собрать теоретически наподобие того, как археологи склеивают амфоры из черепков). При клеточном делении судьба коккосферы бывает различной. Иногда каждая дочерняя клетка наследует по половине готовой коккосферы и достраивает только недостающую половину. Но иногда перед делением клетка кокколитофорид сбрасывает кокколитовый покров, соответственно дочерние клетки строят свои коккосферы полностью заново. Не исключено, что в природе существует процесс периодического обновления кокколитового покрова, своеобразная «линька».

Все или почти все группы низших организмов характеризуются сложными циклами чередования онтогенетических фаз, кокколитофориды не являются исключением. У всех достаточно детально изученных видов установлено чередование жгутиковой и безжгутиковой генерации. Для одного из видов показано, что это чередование отвечает чередованию гаплоидной и диплоидной фаз, что автоматически свидетельствует о существовании полового процесса. У другого вида наблюдалось редукционное деление. Переход одной фазы в другую происходит далеко не при каждом клеточном делении. В экспериментах с культурами переход от одной фазы к другой происходил самопроизвольно, попытки вызвать его искусственно не удались. Ни для одного вида кокколитофорид не известно, как часто происходит этот переход в природе и как соотносятся длительности существования разных генераций. Есть виды, у которых

установлено до четырех онтогенетических фаз. Даже в пределах одного штамма культуры разные типы клеточного деления наблюдались единовременно. Вероятно, характер чередования онтогенетических фаз у кокколитофорид вообще не регламентируется жесткими схемами, а определяется динамическими условиями среды. Планктонные океанические организмы участвуют в крупномасштабных циркуляциях водных масс, поэтому им просто необходимо наличие различных жизненных форм, способных существовать в разных условиях.

Одни виды кокколитофорид образуют кокколиты только на жгутиковой стадии, другие — только на безжгутиковой. Есть виды, образующие кокколиты на обеих стадиях. И во всех известных случаях разные фазы одного вида образуют совсем разные кокколиты. В этом случае кокколиты разных генераций одного вида оказываются принадлежащими к наиболее удаленным друг от друга морфотипам и формальным таксонам примерно семейственного ранга (также лягушки разных видов больше похожи друг на друга, чем любая из них на своего же головастика). Установление истинных онтогенетических соотношений на современных кокколитофоридах требует многолетних исследований в культуре, пока на таком уровне изучено относительно немного видов. На ископаемом материале аналогичные соотношения установить в настоящее время невозможно. Это одна из главных причин заведомой нефилогенетичности морфологической классификации кокколитов.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ КОККОЛИТОВ

Любые не чисто формальные классификации биоструктур в той или иной степени связаны с морфофункциональным анализом или с его не всегда явными элементами. Но функция кокколитов не известна. По существующим оценкам на формирование кокколитов расходуется половина энергии, получаемой в результате фотосинтеза. И мы не знаем сегодня, зачем расходуется эта половина энергоресурса организма, хотя серьезность и заведомая нетривиальность этой функции очевидны. Конечно, кокколиты с различного рода шипами увеличивают сцепление клеток с водой, что вообще типично для планктона. Шипы есть у многих кокколитов, но все же это признак специализации, и он не объясняет функцию самых типичных кокколитов. Предположения о кокколитах как об особом окаймлении клеточных пор не объясняют функцию, а только констатируют характер расположения кокколитов на клеточной поверхности. Функция кокколитов не сводима к механистическим представлениям об абстрактной защите, нельзя ее свести и только к процессам выделения продуктов обмена. Функция кокколитов является серьезной загадкой.

По необходимости от морфофункционального анализа остается только возможность анализа геометрической формы. С позиций повседневных аналогий форма плаколитов и других типичных кокколитов кажется очень экзотичной. Само появление таких геометрических конструкций воспринимается как комбинация уникальных случайностей, и кажется странным, что кембрийские плаколиты могут быть в такой степени похожи на современные, как это есть на самом деле. Но в действительности форма кокколитов детерминированно закономерна, просто она не имеет макроскопических аналогов.

Генерализованная форма типичных кокколитов по существу просто повторяет форму типичных жидкокристаллических образований микронного масштаба. Другими словами, форма кокколитов определяется необходимостью совместить в одной геометрической конструкции поликристаллический агрегат кальцита и сложный комплекс жидкокристаллической матрицы. В противном случае кокколит заданной формы просто не смог бы возникнуть. В общем плане такого рода соотношения наблюдаются в любых биоминеральных объектах, но обнаружить их в микроструктурах макрообъектов удалось только после того, как соответствующие геометрические закономерности были количественно расшифрованы на материале микронных кокколитов.

Природное разнообразие внешне совершенно не похожих друг на друга кокколитов может быть упорядочено по комбинаторному принципу. Это значит, что кокколит любой морфогруппы можно «собрать» из очень небольшого набора одних и тех же структурных элементов. Комбинируясь у разных форм в определенных сочетаниях, структурные элементы всего нескольких типов дают большое разнообразие внешне совершенно не похожих друг на друга кокколитов. По существу это принцип детских наборов «Конструктор». По морфологическому принципу выделен ряд надсемейств.

Структурную основу многих кокколитов в явном виде составляет органическая, в основном полисахаридная, матричная пластина, которая формируется внутри клетки, в аппарате Гольджи. Но характер минерализации пластин различен, что явно определяется другими матричными структурами.

Пластина может претерпевать минерализацию только по периметру, в результате получается эллиптическое кольцо — криколит (рис. 95, фиг. 1). При площадном обызвествлении получаются наиболее типичные голококколиты, а также ряд форм реально существующих, но не очень распространенных, а потому не имеющих общепринятого собирательного названия (рис. 95, фиг. 2).

Сочетание указанных признаков порождает кокколиты, у которых имеется обширное центральное поле в виде эллиптической пластины, а по периметру располагается краевой ободок, разделенный на элементы более мелкого порядка радиально ориентированными швами. По существу можно говорить

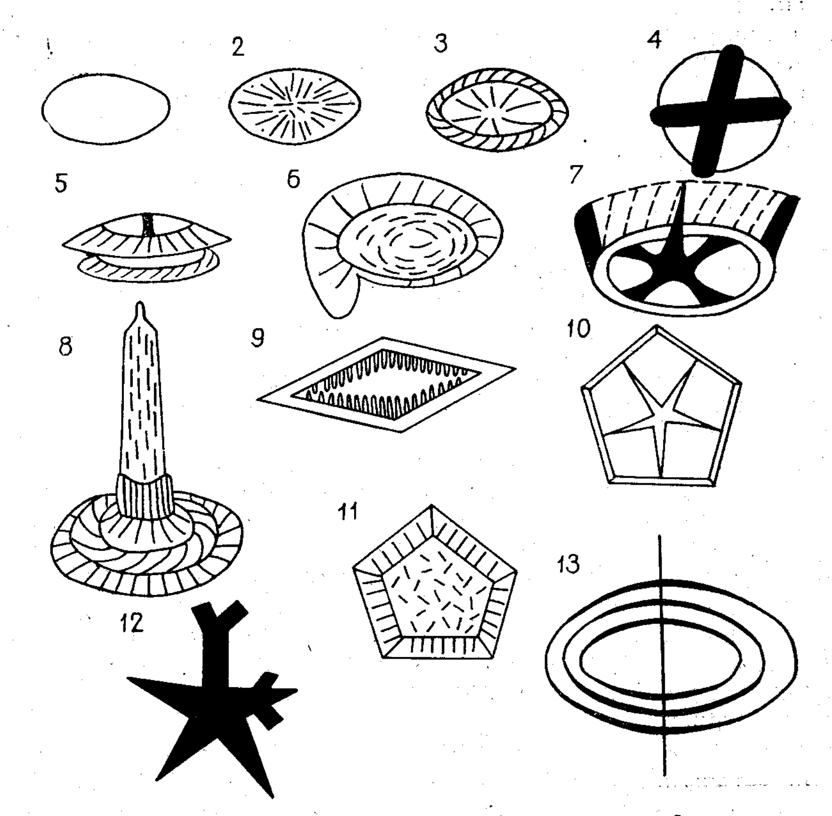


Рис. 95. Основные морфотипы кокколитов: 1 — криколит, 2 — кокколит в виде эллиптической пластины с площадным обызвествлением, 3 — дисколит, 4 — стефанолит, 5 — плаколит; 6—12 — элементы, определяющие объемную форму (6 — хеликопонтосферы, 7 — зиголит, 8 — рабдолит, 9 — скафолит, 10 — браарудосфериды, 11 — гониолит, 12 — дискоастер); 13 — схема, поясняющая детали эллиптической морфологии

о появлении радиальных элементов, которые в той или иной форме есть у подавляющего большинства кокколитов. Подчеркнем еще раз, что здесь и далее имеются в виду только структурно-геометрические сопоставления, без попыток отражения реальной эволюции. В определенных частных случаях речь идет о кокколитах разных онтогенетических фаз заведомо одних и тех же видов, а также о кокколитах, находящихся рядом на одной и той же гетерококколитной коккосфере.

Радиальные элементы имеют различную и довольно сложную трехмерную форму. При этом сам термин «радиальный» практически используется в двух различных смыслах. Радиальными называют элементы, вытянутые вдоль радиуса кокколита, в плоскости эллиптической пластины, т. е. вытянутые вдоль клеточной поверхности. Но радиальными называют и элементы, вытянутые вдоль радиуса всей клетки, т. е. почти

перпендикулярные плоскости эллиптической пластины. При сильном развитии элементов последнего типа получаются кокколиты, несколько напоминающие корзину и именуемые дисколитами (Pontosphaeraceae; см. рис. 95, фиг. 3), которые не надо путать с дискоастером.

В центральной части эллиптической пластины, т. е. в области центрального поля и центральной поры, часто возникают разнообразные перемычки и даже целые системы перемычек. «Добавив» к дисколиту относительно простую систему перемычек, мы «получим» стефанолит (см. рис. 95, фиг. 4). Правда, у стефанолитов, как и у некоторых других кокколитов, эллиптические контуры трансформируются в окружности. Большинство плаколитов являются в плановой проекции эллиптическими, но есть и плаколиты, у которых наружным контуром является окружность.

Образование плаколитов (Prinsiaceae и др.), по сути, является результатом возникновения системы составных, сложно сдвойникованных в объеме, радиальных элементов (см. рис. 95, фиг. 5). Внутри крупных плаколитов с массивным дистальным диском, внутри этого диска имеются и эллиптические пластины, и целый комплекс других структурных элементов. Но при использовании обычных определительных методик эти внутренние элементы, конечно, не видны. Существуют кокколиты с отчетливым спиралевидным строением, типа хеликопонтосфер (Helicopontosphaera; см. рис. 95, фиг. 6).

У кокколитов отчетливо проявляется тенденция к возникновению сильно вытянутых элементов, ориентированных перпендикулярно клеточной поверхности, что вообще типично для скелетов планктонных организмов. О радиальных элементах дисколитов уже говорилось. Но многие кокколиты имеют хорошо развитый центральный шип. Основанием относительно маленького шипа может служить система хорошо развитых, обычно крестообразных перемычек, что свойственно зиголитам (Zygodiscaceae; см. рис. 95, фиг. 7) и другим морфогруппам, здесь не рассматриваемым (Syracosphaeraceae и др.). Но есть большая группа кокколитов — рабдолитов (Rhabdosphaeraceae), у которых дистальный диск, состоящий из одного или нескольких поясов пластин, переходит в сильно развитый шип, он же — центральный стержень. Длина шипа превосходит диаметр диска, часто в несколько раз, из-за чего кокколиты ориентируются на препаратах «боком» и по виду напоминают гвоздь с большой шляпкой. Конечно, шип часто обламывается, тогда меняется спонтанная ориентировка кокколитов на препаратах и для их правильного опознания требуется навык. На месте отломанного шипа обычно оказывается сквозное отверстие. Иногда шип несет на дистальном конце расширение в виде булавы. Тонкое строение шипов у разных рабдолитов не одинаково, иногда оно настолько специфично, что позволяет определять родовую принадлежность даже отдельного отломанного шипа. В области краевого поля рабдолита иногда имеются сквозные отверстия, но часто никаких явных пор у рабдолитов нет (см. рис. 95, фиг. 8).

Среди кокколитов есть формы, у которых эллиптические и округлые контуры трансформируются в явно кристаллографические формы. Например, скафолиты (см. рис. 95, фиг. 9) представляют собой кальцитовую «рамку» в форме ромба, усложненную билатерально симметричной системой центральных элементов.

Особенно интересны в этом плане пенталиты. Как известно, ось симметрии пятого порядка для монокристаллов невозможна. Пенталиты образуют две группы — браарудосфериды и гониолиты (Braarudosphaeracea, Goniolithaceae). У первых кокколит разделен отчетливыми швами на пять четырехугольных, обычно трапециевидных, сегментов, которые видны и в оптический микроскоп, а при вращении столика в поляризованном свете сегменты погасают поочередно (см. рис. 95, фиг. 10). Гониолиты, которые иногда называют не пенталитами, а пентаголитами, имеют ободок из большого числа маленьких радиальных элементов, а очень большое центральное поле имеет пятиугольную форму, но не состоит из пяти элементов (см. рис. 95, фиг. 11). При малых разрешениях оно выглядит монолитным, а в действительности состоит из очень большого числа сложно сдвойникованных кристаллов. В действительности у обеих групп пенталитов реализация пятилучевой симметрии во внешней форме поликристаллического кокколита обеспечивается угловыми параметрами двойникования кальцита.

Особую группу составляют дискоастеры (Discoasteraceae) — звездообразные структуры, обычно пяти- или шестилучевые, иногда с раздвоенными концами, а иногда с системой дополнительных выростов (см. рис. 95, фиг. 12). Это палеоген-неогеновая группа, широко используемая в стратиграфии. Дискоастеры очень резко отличаются от собственно кокколитов ориентацией кристаллографических осей. В естественной ориентации дискоастеров на препаратах главная кристаллографическая ось «*c*» оказывается параллельной оптической оси микроскопа. В такой частной ориентации кальцит не проявляет двойного лучепреломления, поэтому в скрещенных николях дискоастер оказывается всегда черным и не меняется при вращении. Наблюдаемые в простых условиях поляризационные свойства типичных кокколитов определяются радиальными элементами, у которых ось «*c*» ориентирована вдоль максимального удлинения. Соответственно при вращении в скрещенных николях на изображении бежит крест погасания.

Наряду с типичными дискоастерами есть ископаемые формы в виде трехлучевых звездочек, а также в виде комбинации из двух таких звездочек, наложенных одна на другую с поворотом на 60°. Неформальные соотношения между дискоастерами и собственно кокколитами являются предметом давних дискус-

сий. По мнению автора данного раздела, дискоастеры являются неформальным гомологом комплекса внутренних структурных элементов сложного плаколита.

Рассмотреть в объеме учебника все группы микронной проблематики, условно сопоставляемой с кокколитами, невозможно. Для примера укажем тетралиты. По сути, это 4 кристалла кальцита, встречающиеся в породах в одной и той же конфигурации. Биогенная природа тетралитов практически несомненна, но какому организму могли принадлежать эти 4 кристалла — неизвестно. Даже представление о микроскопических размерах организма-носителя — не более чем произвольная гипотеза. Вероятно, к известковому нанопланктону сегодня причисляется много спикулоподобных минерализованных структур самых разных организмов, просто подобные структуры современных организмов очень мало изучены.

Применяемая при описании кокколитов заведомо искусственная латинизированная классификация тесно связана с рассмотренным делением на морфотипы, хотя и не полностью с ней совпадает. В наиболее четких и рациональных случаях морфотипы соответствуют формальным семействам (в искусственных классификациях не может быть понятия «правильно», уместно говорить только об удобстве, рациональности, стабильности). Но к настоящему времени формальная четкость потеряна. Например, к семейству Rhabdosphaeracea относятся только рабдолиты, но не все. И сегодня нет формального таксона с латинизированным названием, объединяющим все рабдолиты. Аналогично обстоит дело и с другими группами. В результате сложилась настолько неудовлетворительная ситуация, что в наиболее авторитетных коллективных сводках надродовая классификация кокколитов вообще не используется. Необходимость срочной коллективной ревизии признается практически всеми специалистами. При необходимости более полные сведения о латинизированной классификации можно найти в литературе.

В строении кокколитов есть ряд важных тонкостей, позволяющих понять рациональные причины возникновения таких сложных структур, которые при первом знакомстве вызывают просто недоумение. В типичном случае контуры дистального и проксимального дисков, краевого ободка, центрального поля и других являются в строго геометрическом смысле эллипсами, а расположение их фокальных точек отнюдь не случайно. И при этом эллиптические контуры, сосуществующие в одном сложном кокколите, — это эллипсы с разными соотношениями больших и малых полуосей, почему? Пусть у эллиптического кокколита 60 радиальных элементов, тогда сколько «типоразмеров» радиальных элементов должна формировать и уметь различать клетка? При простейшей эллиптической геометрии их бы потребовалось 60 : 4=15. В действительности эллиптические контуры одного кокколита так приспособлены друг к другу, что все 60 радиальных элементов оказываются одинакового размера. Это геометрически возможно только при вполне определенных сочетаниях эллипсов с разными соотношениями больших и малых полуосей. Сложность структуры обеспечивает «унификацию» элементов (см. рис. 95, фиг. 13). Соответствующие геометрические эффекты очень красивы и действительно обнаруживаются в количественной геометрии кокколитов. И именно эти и подобные эффекты накладывают очень жесткие ограничения на морфогенез кокколитов, на набор геометрических форм, реализованных в природе.

ПОРОДООБРАЗУЮЩЕЕ ЗНАЧЕНИЕ

С началом широкого использования электронной микроскопии выяснилось, что так называемые глобигериновые илы часто содержат по весу больше кокколитов, чем фораминифер. Осадки, в которых кокколиты являются основным компонентом, получили наименование кокколитовых илов. Они распространены в современных океанах и морях. Очевидно, что для их формирования нужно сочетание двух условий: должны быть кокколиты и должен отсутствовать или быть незначительным инородный материал. Практически кокколитовые илы образуются сегодня на больших площадях при значительном удалении от берега, на глубинах от нескольких сотен метров до критической глубины около 5000 м, где происходит растворение карбоната. Однако вспомним, что максимальные концентрации живых кокколитофорид наблюдаются как раз вблизи берегов. Таким образом, образование кокколитовых илов практически регламентируется в первую очередь отсутствием больших масс терригенного материала, а скелетной массы современных кокколитофорид хватает с запасом.

Образование писчего мела. По некоторым оценкам, доля кокколитов и их фрагментов в писчих мелах превышает 90%. Но до широкого использования электронных микроскопов это было не известно и существовало много разных гипотез о возникновении этой своеобразной породы, практически не имеющей современных аналогов.

Современный геологический этап обозначается как геократический и характеризуется осушением большей части территории с материковой корой. Такие этапы закономерно следуют за эпохами планетарной складчатости, в данном случае альпийской, тектоника подвижных плит дает такой закономерности вполне разумное объяснение. С другой стороны, древние морские карбонатные отложения, изучаемые на территории современной суши, практически полностью являются осадками эпиконтинентальных морей. Но что такое подобные моря сегодня? Это относительно небольшие водоемы, где преобладают терригенные осадки. Но это особенность геократического этапа. В меловое и палеогеновое время ситуация была иной, сущест-

вовали эпиконтинентальные моря, по площади соизмеримые, например, с южной половиной европейской части бывшего СССР. В таких бассейнах реализовалось сочетание, которое сегодня, на геократическом этапе, практически не встречается: до берега сотни километров, а глубина порядка 100 м. И при этом из-за меньшей контрастности рельефа общая интенсивность терригенного сноса была ниже современной. В этих условиях и происходило накопление мощных толщ кокколитовых илов, давших впоследствии писчий мел. В частности, они очень широко распространены в меловых и палеогеновых отложениях юга европейской части бывшего СССР.

Современные относительно глубоководные океанические кокколитовые илы отличаются от типичных толщ писчего мела несоизмеримо меньшей мощностью, а также гораздо лучшей сохранностью кокколитов. В писчих мелах сохранность кокколитов, как правило, просто плохая, что частично связано с большой мощностью толщ, т. е. с воздействием глубинных температур и давлений при эпигенезе.

Общее породообразующее значение кокколитов очень велико, по существу это один из главных факторов карбонатонакопления. Правда, строгое выявление породообразующей роли кокколитов при формировании тех известняков, которые подверглись значительному уплотнению и перекристаллизации, а тем более метаморфизму, остается делом будущего.

Но уже сегодня возникает необходимость различать два аспекта породообразования, чего классическая тафономия не делала. Первоначально в осадок попадает кальцит в форме кокколитов. Но в ходе вторичных процессов может возникнуть известняк с утраченными элементами геометрии кокколитов. Первичное вещество остается, а первичная форма исчезает. Но иногда происходит обратное. Кальцит вторично замещается на другой минерал, но возникают биопсевдоморфозы, получаются, например, окремненные кокколиты. В этом случае первичное вещество уходит, а первичная форма остается, наследуется другим минералом. Для кокколитов имеются примеры породообразования в обоих смыслах. Более того, по некоторым данным органический компонент кокколитов (скелетная матрица) при частичной природной деминерализации иногда играет существенную роль в составе горючих сланцев, причем именно в их полезном компоненте.

Вторичные изменения кокколитов при их фоссилизации были объектом специальных детальных исследований. Конкретные изменения во многом носят статистический характер, по отношению к некоторым процессам судьба конкретного экземпляра неопределенна. На языке классической геологии совокупность соответствующих сложных процессов объединялась термином «перекристаллизация». Но что при этом происходит на микроуровне? Перекристаллизация с неизбежностью означает, что одни кристаллы растут за счет вещества соседних. Такое пере-

распределение вещества иногда идет при участии растворов, иногда и без них, за счет чисто твердофазных реакций. В действительности судьба каждого конкретного кристалла при этом определяется сложной комбинацией особенностей его реальной не идеализированной структуры. И именно такие процессы обычны при фоссилизации кокколитов. Ряд исследователей обращали внимание на тот факт, что на одних и тех же препаратах соседствуют кокколиты со следами вторичного растворения и кокколиты с вторичными отложениями избыточного кальцита. Причем эта ситуация является обычной, а не свойственной только каким-то редким местонахождениям.

Перекристаллизация скелетного материала — один из постоянных факторов, ухудшающих сохранность палеонтологических объектов. Но размерная специфика кокколитов приводит к тому, что учет этого фактора необходим даже при чисто определительских работах. Без этого разные формы сохранности одних и тех же кокколитов принимаются за разные виды, чему есть конкретные примеры, отнюдь не редкие. Процессы фоссилизации действительно способны изменить форму кокколита очень сильно, с формальной точки зрения до неузнаваемости. Особенно резкие изменения морфологии кокколита происходят, если на поверхность полурастворенного экземпляра выходят чисто внутренние структурные элементы, имеющие другую форму, другую ориентацию кристаллических осей и даже другие видимые размеры кристаллитов. Правда, такие чисто внутренние структурные элементы есть не у всех кокколитов, а только у наиболее сложных. Выше говорилось о заведомой искусственности классификации кокколитов, т. е. она не претендует на отражение филогенетических соотношений. Но при этом предполагается, что само природное разнообразие объектов отражается верно. Однако без учета факторов сохранности невозможно и это.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Кокколиты известны с начала кембрия, причем это именно кокколиты, а не известковый нанопланктон. Но палеозойские и триасовые кокколиты изучены только на уровне отдельных местонахождений, что определяется объемом исследований и применяемой методикой извлечения. Юрские и более молодые кокколиты в той или иной степени уже используются в стратиграфии.

Для кайнозойских отложений по кокколитам и известковому нанопланктону создана единая стандартная зональная шкала, которая по детальности не уступает фораминиферовой шкале, а на некоторых возрастных интервалах ее превосходит. Эта шкала была создана относительно быстро в 60-х годах в ходе работ по глубоководному океаническому бурению. Другими словами, эта шкала создавалась на материале самых благо-

приятных разрезов — океанических. Из реально существующих это наиболее полные разрезы с минимальными вариациями факторов локального характера. И если для всех традиционных палеонтологических групп создание зональных шкал происходило после определенной проработки вопросов, связанных с неполными и разнофациальными разрезами, то на кокколитах аналогичные вопросы только возникли, когда уже созданную океаническую шкалу попытались применить к осадкам эпиконтинентальных водоемов. Именно поэтому начало использования кокколитов в кайнозойской биостратиграфии происходило не без элементов рекламной сенсационности, когда кокколиты представлялись почти идеалом прикладной палеонтологии. В действительности к стратиграфическому идеалу приближались не столько кокколиты, сколько океанические разрезы и практика их изучения в рамках комплексных программ океанического бурения. Конечно, по мере проведения коллективных исследований постепенно решаются естественные трудности, связанные с неоднородностями температуры, солености, других параметров, с той или иной степенью изоляции эпиконтинентальных бассейнов. Немалые достижения имеются уже сегодня.

Для меловых отложений предложено много вариантов зональных шкал по кокколитам, но единой и общепринятой в мировом масштабе шкалы пока нет. При этом биостратиграфические работы по меловым кокколитам начинались даже раньше, чем по кайнозойским. Но при относительно малом объеме океанических материалов результаты оказались не столь быстрыми. Стратиграфия юрских отложений по кокколитам пока полноценного зонального уровня детальности не достигла, но, вероятно, это связано только со степенью изученности. В перспективе и палеозойские кокколиты могут использоваться в стратиграфических целях.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ

Предположим, что осадок полностью состоит из кокколитов. Взяв, к примеру, 4 г такого осадка, мы имеем порядка 10^{12} экземпляров, просмотреть которые со скоростью 1 экземпляр в секунду можно за 30 000 лет чистого времени наблюдения. Размер используемых навесок определяется только соображениями практического удобства препарирования.

Наиболее крупные кокколиты длиной 10—15 мкм обычно имеют «толщину» 3—4 мкм, т. е. на порядок тоньше стандартных шлифов, которые при изучении кокколитов не пригодны. Простейший оптический экспресс-анализ с мокрым керном несцементированных осадков может быть проведен за минуты. Для этого по керну просто проводят предметным стеклом, получая «мазок», в котором в идеале кокколиты должны располагаться в один слой. Сухие образцы размачиваются, капля по-

ученной суспензии наносится на предметное стекло и после ысушивания может просматриваться под оптическим микроскопом. При использовании иммерсионной оптики или для поучения постоянного препарата необходимо покровное стекло. классическом варианте оно монтируется на канадском бальаме, но удобнее использовать современные синтетические клеи суперцемент» или аналогичные). Можно использовать и препараты с воздушной оптической средой, когда покровное стекло риклеивается только по краям. Для фокусировки иммерсионых объективов покровное стекло должно быть максимально рижато к предметному. Препараты с воздушной средой дают ысокий контраст и гарантируют от появления артефактов, связанных со следами микротечений среды.

Для получения хорошего электронно-микроскопического препарата нужно при изготовлении суспензии обеспечить отделеие кокколитов друг от друга, от глинистых частиц, от их же бломков и т. п. Оптимальным способом реализации этого вляется ультразвуковой. Специально для выполнения подобых операций электронно-микроскопического препарирования ерийно выпускаются ультразвуковые диспергаторы, в том исле и отечественные — серии УЗДН. Обработка одного слаосцементированного образца занимает около минуты, при боее плотном материале длительность возрастает. В качестве амены можно использовать и химическую диспергацию с приенением стирального порошка. Следует только избегать ДТА-содержащих средств, которые за счет комплексообразоания будут растворять кальцит и при щелочных значениях pH. ри желании можно использовать порошки на основе триполиосфата натрия.

При электронно-микроскопическом препарировании, как прало, целесообразно получить фракцию осадка, обогащенную окколитами. При этом реальной задачей является отделение окколитов не от более крупных частиц (песок, алеврит), от более мелких — глинистых. Фракционирование проводят едиментационным методом, т. е. используют разницу в скоростях осаждения кокколитов и зерен глинистых минералов. астицы размером порядка 0,1 мкм и меньше проявляют коллоидные свойства, т. е. в отсутствии коагуляции они не оседают в условиях естественной силы тяжести (без центрифугирования) за разумное время, а подвержены броуновскому двиению. Микронные кокколиты и глинистые зерна проявляют бколлоидные свойства, т. е. они способны коагулировать, без этого оседают под действием силы тяжести, хотя и медено.

Для предотвращения коагуляции суспензии необходимо говить на дистиллированной воде (иногда целесообразно использовать другие жидкости). Более того, из осадка надо удаить водно-растворимые соли, для чего осадок промывается нескольких сменах дистиллированной воды. После качест-

венной промывки и диспергации суспензия приобретает свойство отстаиваться в течение часов. Очень важно получение суспензий надлежащей концентрации, в избыточно густых суспензиях осуществить фракционирование трудно. В большинстве случаев целесообразно на 100 мл воды брать навеску порядка сотен миллиграммов.

Реальное фракционирование при определительских работах можно осуществлять путем полного сливания воды с неосевшими частицами в примерном расчете 10—12 часов отстаивания на 10 см исходной высоты водного столба. Адекватный режим можно, конечно, осуществить и на центрифуге, но реальная трудоемкость от этого не уменьшается. В специальных случаях можно пользоваться и расчетными оценками. Осаждение твердых сферических частиц в жидкости описывается формулой Стокса. В частном случае, когда жидкость — вода, а твердые частицы состоят из вещества с плотностью около 2,5 г/см^3, формула приобретает вид $t=2OS/D^2$, где t — время осаждения, мин; S — путь, пройденный частицей, см; D — диаметр частицы, мкм. Например, сферические частицы диаметром 1 мкм оседают со скоростью около 3 см/ч. Формула не учитывает влияния формы частиц, что в случае кокколитов очень существенно.

После получения обогащенной и промытой суспензии можно осуществлять стандартное электронно-микроскопическое препарирование. Из материала высушенных капель суспензии можно получать реплику для просвечивающего электронного микроскопа, можно готовить препарат для сканирующего (растрового микроскопа). Стандартные методы собственно электронно-микроскопического препарирования рассматриваются в специальных книгах. Но во всех случаях не надо ориентироваться на воспроизведение «рецептов», надо обеспечить смысловую сторону препарирования имеющимися средствами.

Задания для самостоятельной работы

1. Подумайте, как можно определить, что изображения дистальной и проксимальной сторон кокколита принадлежат одному объекту.
2. Расскажите об условиях обитания кокколитофорид.
3. Почему классификация кокколитов является заведомо искусственной?
4. Каково систематическое положение кокколитофорид?
5. Расскажите о геометрической форме типичных кокколитов.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная

Основы палеонтологии: Простейшие. М.: Изд-во АН СССР, 1959.

Основы палеонтологии: Членистоногие (трилобитообразные и ракообразные). М.: Изд-во АН СССР, 1960.

Основы палеонтологии: Бесчелюстные рыбы (конодонты). М.: Изд-во АН СССР, 1964.

Петрушевская М. Г. Радиоляриевый анализ. Л.: Наука, 1986.

Treatise on Invertebrate Paleontology. Part C. Protista 2, vol. 1, 2, 1964 (фораминиферы); part D. Protista 3, 1954 (радиолярии); part Q. Arthropoda 3, 1961 (остракоды); part W. Miscellanea, 1962 (конодонты), supplement 2, Conodonta, 1981. Geol. Soc. of America and University of Kansas.

Дополнительная

Барсков И. С. Конодонты в современной геологии//Итоги науки и техники: Общая геология. 1985. Т. 19.

Барсков И. С., Москаленко Т. А., Старостина Л. П. Новые доказательства принадлежности конодонтофорид к позвоночным//Палеонтол. журн. 1982. № 1.

Барсков И. С., Алексеев А. С., Кононова Л. И., Мигдисова А. В. Определитель конодонтов верхнего девона и карбона. М.: Изд-во МГУ, 1987.

Бронштейн З. С. Ostracoda пресных вод//Фауна СССР: Ракообразные. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947.

Введение в изучение фораминифер (классификация мелких фораминифер мезокайнозоя). Л.: Недра, 1981.

Голубев С. Н. Реальные кристаллы в скелетах кокколитофорид. М.: Наука, 1981.

Грамм М. Н. Внутренние структуры раковин палеозойских остракод. Л.: Наука, 1984.

Практическое руководство по микрофауне СССР: Известковый нанопланктон/Под ред. С. И. Шуменко. Л.: Наука, 1987.

Радиолярии Мирового океана//Исследования фауны морей. Т. 9(17). М.: Наука, 1971.

Терминология и план описания платформенных конодонтов/И. С. Барсков, В. Г. Халымбаджа, З. А. Косенко и др.//Палеонтол. журн. 1975. № 3.

Чавтур В. Г. Остракоды Myodocopina и Cladocopina умеренных и холодных вод Северного полушария. Владивосток, 1983.

Швейер А. В. Основы морфологии и систематики плиоценовых и постплиоценовых остракод//Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. 1949. Вып. 30.

Шорников Е. И. Остракоды Bythocytheridae дальневосточных морей. М.: Наука, 1981.

A stratigraphical index of calcareous nannofossils//British Micropal. Soc. 1982.

Conodont paleozoology/Ed. F. H. T. Rhodes//Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1973. Vol. 141.

УКАЗАТЕЛЬ НАДВИДОВЫХ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

СОДЕРЖАНИЕ

Учебное издание

Микропалеонтология

Зав. редакцией *И. И. Щехура*
Редактор *Н. В. Баринова*
Художественный редактор *А. Л. Прокошев*
Технический редактор *Н. И. Смирнова*
Корректоры *И. А. Мушникова, Л. Д. Степанова*

ЛР № 040414 от 27.03.92 г.

ИБ № 8171

Сдано в набор 26.12.94
Подписано в печать 24.05.95
Формат 60×90/16. Бумага офс. кн.-журн.
Гарнитура литературная. Высокая печать.
Усл. печ. л. 16,00 Уч.-изд. л. 17,53
Тираж 1000 экз. Заказ 324. Изд. № 2776

Ордена «Знак Почета» издательство Московского университета.
103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.
Типография ордена «Знак Почета» изд-ва МГУ.
119899, Москва, Воробьевы горы.